АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

УДК 582 : 001.4

А. Г. Кронквист, А. Л. Тахтаджян и В. Циммерман

ВЫСШИЕ ТАКСОНЫ *EMBRYOBIONTA*[1]

(Получено 21 XII 1965)

A. G. CRONQUIST, A. L. TAKHTAJAN AND W. ZIMMERMANN
ON THE HIGHER TAXA OF *EMBRYOBIONTA*

Общая система растений и номенклатура высших таксонов на уровне отделов и классов в настоящее время находится в состоянии неупорядоченности и неустойчивости. Широко известные схемы классификации, согласно которым все растения сгруппированы всего лишь в 4 или 5 отделов, почти оставлены, так как они недостаточно отражают большое разнообразие растительного царства. Фикологи считают необходимым различать несколько отделов у водорослей, исследователи высших растений также чувствуют потребность в выделении большего числа отделов. Болд (Bold, 1957) пошел так далеко, что разделил растения на 24 отдела. В настоящее время наблюдается большое и приводящее к путанице обилие общих и частных систем растений, каждая из которых претендует на наилучшее отражение сходств, различий и эволюционных взаимоотношений во всем растительном царстве или какой-то его части.

Одни и те же группы появляются снова и снова во многих из этих систем, но в различных таксономических рангах меняется и их взаимное расположение. При этом, даже когда эволюционные взаимоотношения таксонов не являются спорными, часто возможно создание нескольких систем их классификации, каждая из которых будет полностью соответствовать этим взаимоотношениям.

Каждый из авторов этой статьи уже опубликовал работы об общей системе высших растений (Zimmermann, 1959; Cronquist, 1960; Тахтаджян, 1964). В течение нескольких лет мы вели переписку по этому вопросу, но наши взгляды развивались в значительной степени независимо друг от друга. В августе 1965 г. двое из авторов настоящей статьи (Кронквист и Тахтаджян) имели возможность продолжительного личного обсуждения этой проблемы в Ленинграде. Данная статья есть результат этих встреч и последующей переписки с третьим автором (Циммерманом).

Ни одно лицо и никакая группа лиц не может решить, какая именно система классификации должна быть принята всеми или же какие именно части должны быть взяты из различных систем для построения общепринятой классификации. Но, очевидно, было бы полезно, если бы большинство ботаников пришло к соглашению о единой общей схеме. Профессиональному систематику может быть и не трудно запомнить несколько классификаций с разными названиями и рангами для одних и тех же групп, но студенту довольно трудно выбраться из этих дебрей. Мы думаем, что было бы не безынтересно рассмотреть, какого рода общая система высших растений могла бы быть принята тремя ботаниками из трех разных стран, каковыми являются авторы этой статьи. Если и другие ботаники найдут эту схему приемлемой, мы будем счастливы; если нет, то мы довольствуемся тем, что обсуждение этого вопроса было взаимно полезным и приятным.

[1] Статья печатается в порядке обсуждения (*Редакция*).

Наша задача здесь скорее таксономическая, чем филогенетическая. Мы думаем, что любая приемлемая таксономическая классификация должна находиться в соответствии с филогенией, но классификация, представленная в данной статье, возможно, удовлетворит также и тех, кто вообще отвергает филогенетический подход.

Многие из употребляемых здесь нами названий лишь слегка изменены по сравнению с широкоизвестными названиями, другие же являются новыми. Во избежание возможных вопросов о действительности (валидности) публикации мы приводим их как nomina nova и цитируем ранее опубликованные описания.

Циммерман расходится с двумя другими авторами лишь в одном вопросе: он признает трудности, связанные с названиями *Cormobionta* и *Telomobionta*, но полагает, что в отношении *Embryobionta* также могут возникнуть возражения. Поэтому он считает более целесообразным принять название *Cormobionta*, основанное на хорошо известном названии *Cormophyta* Endl. 1836.

Конспект системы *Embryobionta*

Conspectus systematis Embryobiontorum

Subregnum Embryobionta nom. nov. (regio *Cormophyta* Endl., 1836, Gen. Pl. : 42).

1. Divisio *Rhyniophyta* nom. nov. (classis *Psilophytinae* Fitting et al., 1928, in Strasb. Lehrb. d. Bot. ed. 17 : 403; divisio *Psilophyta* W. Zimm., 1930, Die Phylog. d. Pfl. : 103, max. p.). Typus: *Rhynia* Kidston et Lang, 1917.

Classis *Rhyniatae* classis. nov. (classis *Psilophytinae* Fitting et al., 1928, in Strasb. Lehrb. d. Bot. ed. 17 : 403). Typus: *Rhynia* Kidston et Lang, 1917.

2. Divisio *Bryophyta* A. Br., 1864. Typus: *Bryum* Hedw., 1801.

Classis *Anthoceratae* stat. nov. (tribus *Anthoceroteae* Nees, 1838, Leberm., 4 : 319). Typus: *Anthoceros* L., 1753.

Classis *Marchantiatae* classis nov. (ordo *Hepaticae* Juss., 1789, Gen. Pl. : 7, p. p.; classis *Hepaticopsida* Rothm., 1951, Feddes Repert., 54 : 261). Typus: *Marchantia* L. 1753.

Classis *Bryatae* classis nov. (*Musci* Hedwig, 1782, Fund. Hist. Nat. Musc. Frond.; ordo *Musci* Juss., 1789, Gen. Pl.: 10, p. p.; classis *Musci* Endl., 1836, Gen. Pl.: 46). Typus: *Bryum* Hedw., 1801.

3. Divisio *Psilotophyta* stat. nov. (ordo *Psilotales* Wettst., 1903, Handb. d. Syst. Bot., 2 : 91). Typus: *Psilotum* Swartz, 1806.

Classis *Psilotatae* stat. nov. (ordo *Psilotales* Wettst., 1903, Handb. d. Syst. Bot., 2 : 91). Typus: *Psilotum* Swartz, 1806.

4. Divisio *Lycopodiophyta* nom. nov. (*Lycopsida* Jeffrey, 1899, in Trans. Canad. Inst., 6 : 632, p. p.; phylum *Lycopsida* Jeffrey, 1908, in Bot. Gaz., 46 : 257, p. p.; divisio *Lycophyta* nom. nov. Boivin, 1956, in Bull. Soc. Bot. France, 103 : 492). Typus: *Lycopodium* L., 1753.

Classis *Lycopodiatae* nom. nov. (classis *Lycopodinae* Prantl, 1874, Lehrb. d. Bot.: 123). Typus: *Lycopodium* L., 1753.

Classis *Isoetatae* classis nov. (classis *Selagines* Endl., 1836, Gen. Pl.: 68; classis *Isoetopsida* Rothm., 1951, in Feddes Repert., 54 : 262, nomen subnudum). Typus: *Isoetes* L. 1753.

5. Divisio *Equisetophyta* nom. nov. (phylum *Calamophyta* Bessey, 1907, in Univ. Nebr. Stud., 7 : 45; divisio *Equisophyta* Boivin, 1956, in Bull. Soc. Bot. France, 103 : 493). Typus: *Equisetum* L., 1753.

Classis *Hyeniatae* stat. nov. (subclassis *Hyeniidae* Pichi-Sermolli, 1958, in Uppsala Univ. Arsskr., 6 : 76). Typus: *Hyenia* Nathorst, 1915.

Classis *Sphenophyllatae* nom. nov. (classis *Sphenophyllales* Engl., 1892, Syllabus: 58). Typus: *Sphenophyllum* Koenig, 1825.

Classis *Equisetatae* nom. nov. (classis *Equiseta* Endl., 1836, Gen. Pl.: 58). Typus: *Equisetum* L., 1753.

6. Divisio *Polypodiophyta* div. nov. (classis *Filices* Endl., 1836, Gen. Pl.: 58). Typus: *Polypodium* L., 1753.

Classis *Polypodiatae* classis nov. (classis *Filices* Endl., 1836, Gen. Pl.: 58). Typus: *Polypodium* L., 1753.

Subclassis *Protopteridiidae* subclassis nov. (classis *Primofilices* Arber, 1906, in Ann. Bot., Lond., 20 : 215; subclassis *Primofilicidae* Pichi-Sermolli, 1958, in Uppsala Univ. Arsskr., 6 : 80). Typus: *Protopteridium* Krejci, 1880.

Subclassis *Archaeopteridiidae* stat. nov. (ordo *Archaeopteridales F.* Nemejc, 1950, in Acta Musei Nat. Pragae, 6 (3) : 80). Typus: *Archaeopteris* Dawson, 1871.

Subclassis *Ophioglossidae* Takht., 1956, nomen subnudum, Telomophyta, 1 : 168 (ordo *Ophioglossales* Engl., 1898, Syllabus, ed. 2 : 63). Typus: *Ophioglossum* L., 1753.

Subclassis *Noeggerathiidae* Takht., 1956, Telomophyta, 1 : 177. Typus: *Noeggerathia* Sternb., 1822.

Subclassis *Marattiidae* stat. nov. (ordo *Marattiaceae* Kaulfuss, 1824, Enum.: 31). Typus: *Marattia* Swartz, 1788.

Subclassis *Polypodiidae* stat. nov. (fam. *Polypodiaceae* R. Brown, 1810, Prodr.: 145; subclassis *Filicidae* Rothm. p. p., 1951, in Feddes Repert., 54 : 262; subclassis *Filicidae* Pichi-Sermolli, 1958, in Uppsala Univ. Arsskr., 6 : 83). Typus: *Polypodium* L. 1753.

Subclassis *Marsileidae* Pichi-Sermolli, 1958, Uppsala Univ. Arsskr., 6 : 83, nomen subnudum (ordo *Marsileaceae* R. Brown, 1810, Prodr.: 166). Typus: *Marsilea* L., 1753.

Subclassis *Salviniidae* Pichi-Sermolli, 1958, Uppsala Univ. Arsskr., 6 : 83, nomen subnudum (fam. *Salviniaceae* Dumort., 1829, Anal. Fam. Pl. : 27). Typus: *Salvinia* Adans., 1763.

7. Divisio *Pinophyta* div. nov. (classis *Gymnospermae* Lindl., 1830, Intr. Nat. Syst. Bot. : 245; divisio *Gymnospermae* Prantl, 1874, Lehrb. d. Bot.: 131). Typus: *Pinus* L., 1753.

A. Subdivisio *Cycadicae* nom. nov. (phylum *Cycadophyta* Bessey, 1907, in Univ. Nebr. Stud., 7 : 47; subdivisio *Cycadophytina* W. Zimm. 1959, Die Phylog. d. Pfl. ed. 2 : 325 p. p., nomen subnudum). Typus: *Cycas* L., 1753.

Classis *Lyginopteridatae* nom. nov. (divisio *Cycadofilices* Potonié, 1899, Lehrb. d. Pflanzenpaleont.: 160; classis *Pteridospermeae* F. V. Oliver et D. H. Scott, 1904, Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, 197 : 239). Typus: *Lyginopteris* Potonié, 1899.

Classis *Cycadatae* classis nov. (classis *Zamiae* Endl., 1836, Gen. pl.: 70). Typus: *Cycas* L., 1753.

Classis *Bennettitatae* nom. nov. (classis *Bennettitales* Engl., 1892, Syllabus: 61). Typus: *Bennettites* Carruthers, 1870 (*Cycadeoidea* Buckland, 1828, таксономический, но не номенклатурный синоним).

B. Subdivisio *Pinicae* subd. nov. (phylum *Strobilophyta* Bessey, 1907, in Univ. Nebr. Stud., 7 : 49; subdivisio *Coniferophytina* W. Zimm., 1959, Die Phylog. d. Pfl. ed. 2 : 325, nomen subnudum). Typus: *Pinus* L., 1753.

Classis *Ginkgoatae* nom. nov. (classis *Ginkgoales* Engl., 1897, in Engler und Prantl. Die natürl. Pflanzenfam., Nachtr.: 341). Typus: *Ginkgo* L., 1753.

Classis *Pinatae* nom. nov. (classis *Pinoideae* Bessey, 1907, in Univ. Nebr. Stud., 7 : 50). Typus: *Pinus* L., 1753.

Subclassis *Cordaitidae* nom. nov. (classis *Cordaitales* Engl., 1892, Syllabus: 60). Typus: *Cordaites* Unger, 1850.

Subclassis *Pinidae* subcl. nov. (ordo *Coniferae* Juss., 1789, Gen. Pl.: 411, p. p.; ordo *Coniferae* Prantl, 1874, Lehrb. d. Bot.: 134; classis *Coniferae* Engl., 1892, Syllabus: 61).

C. Subdivisio *Gneticae* subd. nov. (classis *Gnetales* Engl., 1887, in Engler und Prantl. Die natürl. Pflanzenfam. II, 1 : 2). Typus: *Gnetum* L., 1767.

Classis *Gnetatae* nom. nov. (classis *Gnetales* Engl., 1887, in Engler und Prantl. Die natürl. Pflanzenfam. II, 1 : 2). Typus: *Gnetum* L., 1767.

Subclassis *Ephedridae* subcl. nov. (fam. *Ephedraceae* Dumortier, 1829, Anal. Fam. Pl.: 11). Typus: *Ephedra* L., 1753.

Subclassis *Welwitschiidae* subcl. nov. (fam. *Tumboaceae* Wettst., 1903, Handb. d. syst. Bot.: 158; *Welwitschiaceae* Lotsy, 1911, Bot. Stammesgesch., 3 : : 310). Typus: *Welwitschia* Hook. f., 1862.

Subclassis *Gnetidae* subcl. nov. (fam. *Gnetaceae* Lindl., 1834, Bot. Reg.: 1686). Typus: *Gnetum* L., 1767.

8. Divisio *Magnoliophyta* div. nov. (divisio *Angiospermae* A. Br. et Doell, 1857, ex Doell, Fl. d. Baden., 1 : 104). Typus: *Magnolia* L., 1753.

Classis *Magnoliatae* classis nov. (classis *Dicotyledoneae* DC., 1818, Syst., 1 : 123). Typus: *Magnolia* L., 1753.

Classis *Liliatae* classis nov. (classis *Monocotyledoneae* DC., 1818, Syst., 1 : 122). Typus: *Lilium* L., 1753.

Некоторые части этой схемы настолько широко известны, что не нуждаются в пояснениях, обоснование же других частей можно найти в отдельных работах авторов (Тахтаджян, 1950, 1956; Zimmermann, 1959; Cronquist, 1960), а также и в других источниках. Но ряд пунктов все же требует дополнительных замечаний.

Для обозначения подцарства высших растений мы остановились на названии *Embryobionta*, предпочитая его названиям *Cormobionta* и *Telomobionta*. Название *Telomobionta*, предложенное одним из нас (Тахтаджян, 1964), предполагает принятие определенной морфологической концепции (теломной теории), с которой согласны не все ботаники и признание которой не является необходимым для целей классификации. Название же *Cormobionta* фактически не соответствует риниофитам и бриофитам, являющимся интегральными частями всей этой группы. Наиболее характерным признаком всего подцарства является то, что спорофит начинает свое развитие как паразит на гаметофите (или на взрослом спорофите), и, таким образом, название *Embryobionta* правильно отражает этот признак.

Мы сочли целесообразным расширить концепцию типа в номенклатуре до уровня отдела, следуя предложению Рикетта и Кампа (Rickett a. Camp, 1950). От названий отделов и меньших групп, основанных на морфологических признаках, мы поэтому отказались в пользу названий, основанных на родах. По нашему мнению, логика требует того, чтобы принцип номенклатурной типификации, распространяющийся в правилах номенклатуры до порядков включительно, применялся бы равным образом к классам и отделам. Сейчас, когда общая система растений и номенклатура высших таксонов все еще далеки от устойчивости, наступило время для такого рода изменения. Мы не распространили концепцию типа до уровня подцарства главным образом потому, что не нашли возможным подобрать соответствующие родовые названия для двух принимаемых нами подцарств (*Thallobionta* и *Embryobionta*). *Thallobionta*, в частности, столь многообразны, что вряд ли какой-нибудь род можно использовать в качестве основы для его названия. Мы принимаем стандартное окончание — atae для классов в соответствии с доводами, изложенными Н. Н. Забинковой (1964). К сожалению, статья Забинковой была опубликована слишком поздно и ее номенклатурные предложения не могли быть рассмотрены на X Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге в 1964 г. Мы собираемся представить эти предложения на рассмотрение XI Международного ботанического конгресса в Сеатле в 1969 г. Причины, по которым мы не принимаем окончание класса — opsida, как это рекомендуется (но не считается обязательным) в Международном кодексе ботанической номенклатуры, указаны в работах Кронквиста (Cronquist, 1960), Забинковой (1964) и Тахтаджяна (1964).

Полезно расширить нашу схему классификации до уровня подкласса для некоторых классов (*Isoetatae*, *Polypodiatae*, *Pinatae*). Поступая таким образом, мы не собираемся предрешать возможность того, что подклассы будут выделены также для других классов.

Мы предпочли название *Rhyniphyta* названию *Psilophyta* по ряду соображений. Было ясно показано, что название «*Psilophyta*» (Zimmermann, 1930), образовано от греческих слов psilos, голый, и phyton, растение, указывая на характерные внешние признаки. *Psilophyton* определенно включался в эту группу, в то время как *Psilotum* присоединялся в качестве дополнения, таким образом очевидно, что он не мог быть использован в виде основы для названия всего отдела. Если название было бы основано на *Psilophyton*, то оно должно было бы быть *Psilophytophyta*, то есть весьма неудачным составным словом. Новейшие исследования (Hueber, 1964) показали, что данная Досоном реконструкция рода *Psilophyton* фактически основана на остатках по крайней мере двух совершенно различных растений, и даже возникает глубокое сомнение, относится ли действительно тип рода *Psilophyton* к отделу риниофитов. Род *Rhynia*, с другой стороны, хорошо изучен и может быть принят в качестве типового рода для отдела риниофитов.

Основываясь на предположении, что монотеломный спорофит бриофитов возник в результате редукции из спорофита более риниоидного предка, т. е. političеломного, мы помещаем *Bryophyta* после отдела *Rhyniophyta*. Наличие устьиц у *Anthoceratae*, случайное появление вильчатых спорофитов у различных бриофитов и общепризнанная тенденция к редукции их спорофита — все это вместе показывает, что бриофиты — группа скорее редуцированная и деривативная, чем примитивная.

Роды *Psilotum* и *Tmesipteris* рассматриваются нами как составляющие самостоятельный отдел *Psilotophyta*. Мы не сомневаемся, что эти два рода имеют достаточно близкое родство с ископаемыми *Rhyniophyta*. Их примитивность подтверждается, в частности, отсутствием корней. Но, с другой стороны, мы считаем, что они достаточно сильно отличаются от риниофитов, чтобы оправдать статус отдела. Синангии, пазушные или листовые спорангии и, по-видимому, теломные листья *Psilotum* и особенно *Tmesipteris* совершенно не гармонируют с риниофитной структурой.

Вместо названий *Calamophyta* и *Sphenophyta* применяется название *Equisetophyta* на основании глубокого убеждения, что в случае, если это возможно, название группы предпочтительно образовывать от названий ее современных членов.

Мы сохранили традиционную группу голосеменных в виде одного отдела (*Pinophyta*), хотя один из нас (Cronquist, 1960) ранее признавал два отдела в этой группе. Новейшие исследования, особенно работа Бека (Beck, 1962), скорее поддерживают идею, согласно которой как *Pinicae* (*Coniferophyta*), так и *Cycadicae* (*Cycadophyta*) имеют общее происхождение, беря свое начало от примитивных семенных папоротников или по крайней мере от близко родственной группы «прегимноспермов». Симсон (Simpson, 1945) сформулировал принцип, по которому признаки, характерные для естественной таксономической группы, могут эволюционировать параллельно от целого ряда предков, которые сами не относятся к этой группе, Кронквист же (Cronquist, 1963, 1965) отметил, что подобный параллелизм в развитии от близких предков является весьма обычным. Циммерман (Zimmermann, 1959) применил эту же самую концепцию, сохраняя голосеменные как естественную таксономическую группу, несмотря на вероятность того, что непосредственный общий предок *Pinicae* и *Cycadicae* сам не имел семян. Вопрос о том, имел ли *Lepidocarpon* (из *Lycopodiophyta*) семена, зависит от того, что считать критерием семени: паразитическое развитие женского гаметофита внутри мегаспорангия или же наличие синтеломного интегумента. По Эндрюсу (Andrews, 1961) «интегумент» *Lepidocarpon* есть почти замкнутый спорофилл, не гомологичный интегументу семянных растений. Аналогичная мысль была высказана Циммерманом (Zimmermann, 1959). Таким образом, «семена» *Lepidocarpon* и родственных органородов не гомологичны семенам *Pinophyta* и *Magnoliophyta*.

Мы умышленно сохраняем *Gneticae* как подотдел, равный по рангу *Cycadicae* и *Pinicae*. Вопрос о филогенетических связях *Gneticae* внутри отдела *Pinophyta* является предметом разногласий. Тахтаджян считает более вероятной связь с *Cycadicae*, Кронквист — с *Pinicae*, а Циммерман считает вопрос их родства открытым. Во всяком случае, *Gneticae* столь обособленны и своеобразны, что их можно выделить в самостоя-

тельную группу одного ранга с хвойными и цикадовыми. Предлагаемая здесь нами таксономическая трактовка в равной степени совместима с обоими взглядами на филогенетические связи *Gneticae*.

Наше решение рассматривать покрытосеменные как самостоятельный отдел, а не как подчиняющийся более обширной группе, охватывающей голосеменные и покрытосеменные, является чисто субъективным и зависит от персональной оценки признаков. Конечно, объединение всех семенных растений (с исключением *Lepidocarpaceae* и *Miadesmiaceae*) и даже всех высших растений в один отдел в равной степени соответствовало бы вероятным филогенетическим связям. Вопрос заключается в том, какая из этих трех одинаково филогенетических трактовок лучше отражает всю сумму сходств и различий, так чтобы мы могли мысленно охватить и закрепить в памяти всю систему.

Следуя разумным предложениям Рикетта и Кампа (Rickett a. Camp, 1950), мы принимаем род *Magnolia* как типовой для двудольных (*Magnoliatae*) и покрытосеменных в целом, а род *Lilium* как типовой для однодольных (*Liliatae*).

ЛИТЕРАТУРА

(З а б и н к о в а Н.) Z a b i n k o v a N. (1964). Names of taxa above the rank of order. Taxon, 13 (5) : 157—160. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1950). Филогенетические основы системы высших растений. Бот. журн., 2 : 113—139. — (Т а х т а д ж я н А. Л.) T a k h t a j a n A. (1953). Phylogenetic principles of the system of higher plants. Bot. Rev., 19 (1) : 1—45. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1956). Высшие растения, ч. 1. — (Т а х т а д ж я н А. Л.) T a k h t a j a n A. (1964). The taxa of the higher plants above the rank of order. Taxon. 13 (5) : 160—164. — A n d r e w s H. N. (1961). Studies in Palaeobotany. — B e c k C. B. (1962). Reconstruction of *Archaeopteris*, and further consideration of its phylogenetic position. Amer. J. Bot., 49 : 373—382. — B o l d H. C. (1957). Morphology of plants. — C r o n q u i s t A. (1960). The divisions and classes of plants. Bot. Rev., 26 (4) : 425—482. — C r o n q u i s t A. (1962). The taxonomic significance of evolutionary parallelism Sida, 1 : 109—116. — C r o n q u i s t A. (1965). The status of the general system of classification of flowering plants. Ann. Mo. Bot. Gard., 52 : 281—303. — H u e b e r F. M. (1964). New data on the morphology of Devonian *Psilopsida* and *Lycopsida*. A paper presented orally at the X-International Botanical Congress in Edinburgh. — R i c k e t t H. W. a. W. H. C a m p (1950). The application and use of botanical names. Bull. Torrey Bot. Club, 77 (4) : 245—261. — R o t h m a l e r W. (1948). Über das natürliche System der Organismen. Biol. Z., 67 (5/6) : 242—250. — S i m p s o n G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. Am. Mus. Nat. Hist. Bull., 85. — Z i m m e r m a n n W. (1930). Die Phylogenie der Pflanzen. — Z i m m e r m a n n W. (1959). Die Phylogenie der Pflanzen. ed. 2.

Ботанический сад, Нью-Йорк,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР, Ленинград
и Институт прикладной ботаники, Тюбинген.

ON THE HIGHER TAXA OF EMBRYOBIONTA

by A. Cronquist, A. Takhtajan and W. Zimmermann

SUMMARY

The general system of plants and the nomenclature of higher taxa at the level of divisions and classes are now unstable and in a state of confusion. Even though the principal groups of higher plants and the evolutionary relationships among them are to a large extent agreed on, botanists differ as to how to express best these concepts in a formal taxonomic system. It seems obvious that it would be useful, especially to students, if most botanists could agree on a single overall scheme.

As a result of extended personal consultation of the two of the authors (Cronquist and Takhtajan) in Leningrad in 1965 and subsequent correspondence with the third author (Zimmermann), the authors of this paper present here a system of divisions, classes (and in same cases subclasses) of higher plants which they find mutually acceptable. We recognise that no one has the authority to impose a uniform system to be followed by all, but if other botanists find our system acceptable we shall be pleased.

УДК (012) : 581.526.53

П. П. Жудова

К ПРОБЛЕМЕ КЛАССИФИКАЦИИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

(Получено 22 IX 1964)

P. P. ZHUDOVA. ON THE PROBLEM OF CLASSIFICATION OF STEPPE VEGETATION

«Советская геоботаника нуждается в единой классификационной системе растительности, объединяющей (не исключающей!) различные принципы классификаций, разрабатываемых в настоящее время. Такой классификацией может быть только эколого-фитоценологическая, построенная на основе флористического, биоэкологического состава и строения фитоценозов, как наиболее доступная при современном уровне фитоценологических данных, не вызывающая принципиальных возражений, наиболее разработанная для отдельных районов страны и для отдельных типов растительности, вполне допускающая дальнейшее развитие и включение классификационных подразделений по географическим, генетическим и биогеоценологическим признакам» (Шенников, 1962 : 131).

Автор настоящей статьи ставит перед собой задачу по возможности разобраться в существующих классификациях степной растительности и поделиться своим скромным опытом, продемонстрировав его на примере степей Башкирской АССР.

По вопросам классификации степного растительного покрова имеются сводные работы, подытоживающие предыдущие исследования, излагающие их основные положения и историю вопроса. Поэтому, во избежание повторений, в дальнейшем будут затронуты только работы, представляющие принципиальный интерес или вносящие нечто новое в освещение и разработку классификационной проблемы степной растительности.

В советской геоботанике почти общепринято считать основными таксономическими единицами классификации растительности (в том числе и степной) тип растительности, растительную формацию и растительную ассоциацию — главнейшие таксономические категории высокого, среднего и низкого рангов.

Т и п и п о д т и п с т е п н о й р а с т и т е л ь н о с т и. В монографии о степях СССР, которая большинством исследователей наших степей принята как исходное и непреложное руководство, Е. М. Лавренко (1940 : 54) сообщает: «В основе этой классификации лежит анализ жизненных форм, из которых слагаются растительные группировки, иначе говоря, синузиальное сложение группировок. Подчеркиваю, что в данном случае я даю классификацию растительных группировок, а не степных зон»; далее автор указывает: «. . . в этой классификации подтипы луговой и степной растительности: остепненные луга, луговые степи, настоящие степи, опустыненные степи. . .» (там же). «Степи (Steppa) и луга (Prata) относятся к одной и той же группе типов растительности (Herbeta), где ценозообразующая роль принадлежит травянистым растениям. Степные и луговые группировки состоят преимущественно из многолетних травянистых растений; отличия между ними заключаются в том, что степные фитоценозы сформированы в основном ксерофитными многолетними травянистыми растениями» (там же, стр. 54—55).

В последнем обзоре Лавренко (1956) возвращается к проблеме типологии и классификации степей: «К степям относятся растительные сообщества, состоящие преимущественно из многолетних микротермных ксерофитных (морозо- и засухоустойчивых) травяных растений, большей частью дерновинных злаков». В этой работе (как и в предыдущей, Лавренко, 1954) автор не дает развернутого определения высшей таксономической единицы степной растительности. Но из следующей цитаты «При выделении типов степей. . .» (Лавренко, 1956 : 599) вытекает, что прежнее его представление о степном типе растительности, как единице широкого объема, изменилось; понимаемый им ранее как единый, степной тип растительности теперь раздроблен на группу типов: типичные (настоящие), луговые, пустынные, кустарниковые, тимьянниковые, полусаванновые, колючетравные, трагакантовые и пустошные степи. Эта новая классификация типов степей была впервые опубликована Лавренко в 1954 г.

Если процитированный выше диагноз степного типа растительности как объединения травяных степных сообществ сопоставить с перечнем выделенных автором типов степей, то бросается в глаза отсутствие в ряде случаев соответствия и соподчинения между ними, а также принципиально различный подход к выделению типов и их неодинаковое таксономическое значение. Так, 1) среди них, вопреки диагнозу, значатся не только типы травяных степей, но и другие, не травяные типы (кустарниковые, тимьянниковые и др.); 2) названия некоторых типов степей (луговые, типичные и пустынные) построены по иному, зонально-географическому, принципу и ничего не говорят о морфолого-биологической и фитоценотической специфике их; 3) степные типы Лавренко не равнозначны по своему объему; так, луговые и настоящие степи — единицы более высокого таксономического ранга по сравнению, например, с кустарниковыми степями. Известно, что участки кустарниковых степей в природе непосредственно и довольно постоянно контактируют с участками травяных (например, ковыльных) формаций степей, скрытых под названием «луговых» и «настоящих» степей; следовательно, кустарниковые степи по своему существу являются составной частью тех и других. Иначе говоря, в типе «луговых» и «настоящих» степей Лавренко (травяных, согласно диагнозу) оказываются кустарниковые степи, которые в то же время им обособлены в самостоятельный тип.

Дальнейшее развитие идей Лавренко в области классификации степной растительности, в частности ее крупных подразделений, можно обнаружить в работе И. Х. Блюменталя (1956). Последний рекомендует оставить термин «степь» для группы степных типов, но в этой группе различать степной тип растительности умеренного климата и тип субтропических степей. Внутри первого типа Блюменталь выделяет подтипы: луговых, настоящих, пустынных и криофильных, или психрофильных степей, которые, по мнению автора, по объему и содержанию совпадают с типами луговых, настоящих, пустынных и пустошных степей Лавренко. По поводу кустарникового подтипа степей Блюменталь добавляет, что его «нет оснований приравнивать к подтипам. Кустарниковые степи, в которых кустарники разрежены и образуют покрытие меньше 20—30%, следует, по моему мнению, в зависимости от характера травяного покрова, относить к подтипу или настоящих, или луговых, или пустынных степей.[1] При большем проективном покрытии и сомкнутости кустарников, когда кустарники начинают играть более существенную средообразующую роль, фитоценозы надо относить к кустарниковым типам растительности» (стр. 86).

Думается, что нет оснований ликвидировать термин «подтип кустарниковых степей» по мотивам, изложенным выше. Надо полагать, что кустарники в кустарниковых степях, вероятно, как-то ограничивают вне-

[1] Кстати сказать, именно так и поступают Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковская (1961) и З. В. Карамышева (1961), когда рассматривают кустарниковые степи внутри разных формаций травяных степей.

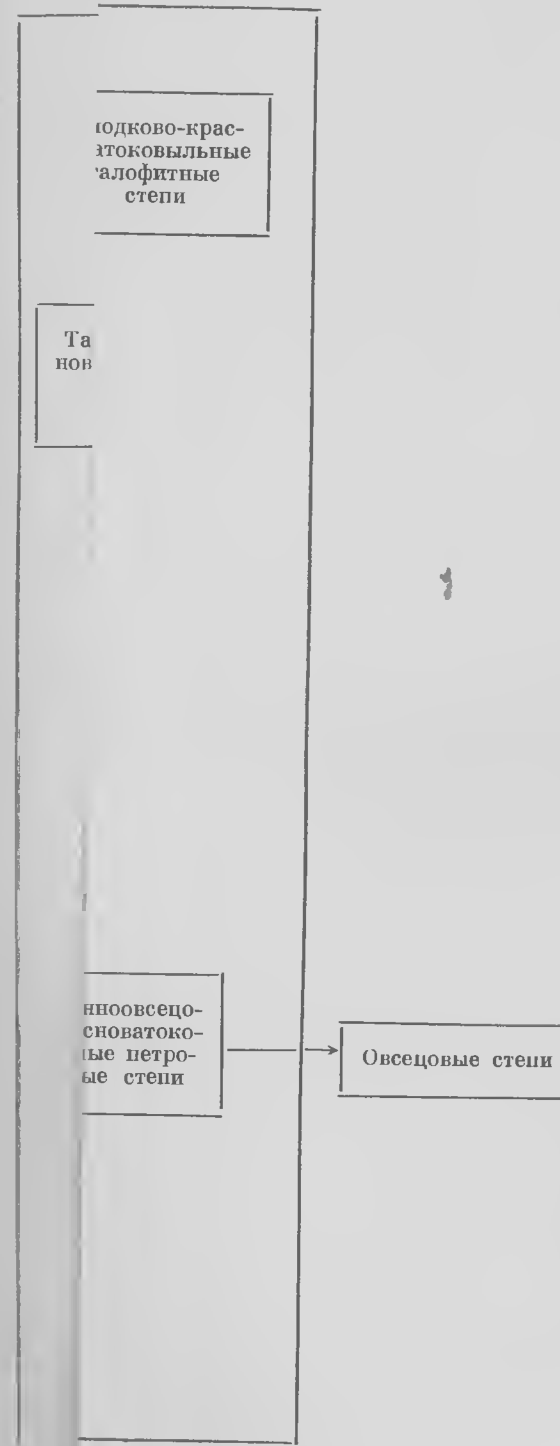
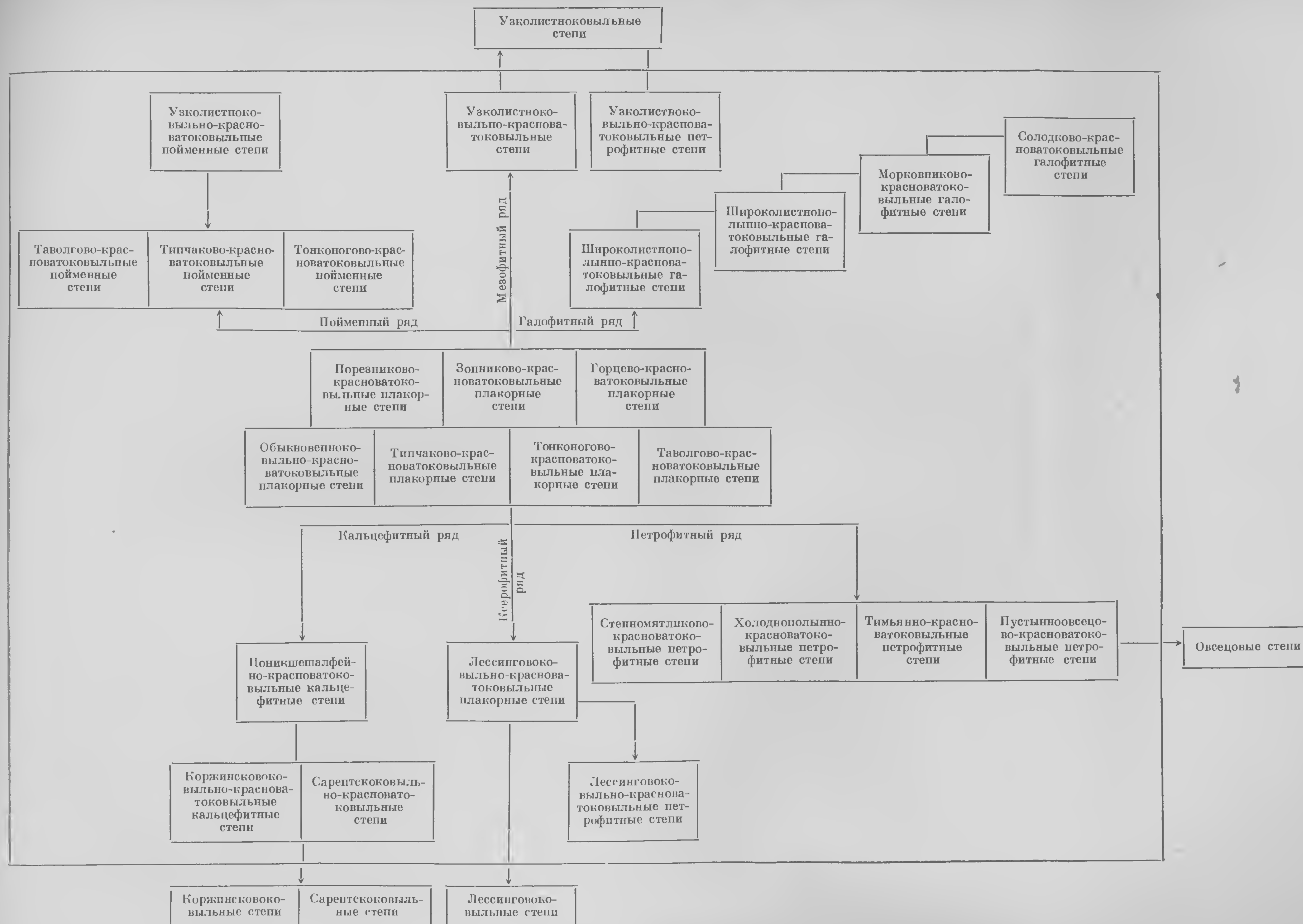


Схема эколого-фитоценотических отношений между группами ассоциаций красноватоковыльных степей и смежными с ними формациями



Примечание: Одной линией в таблице обведены группы ассоциаций, двумя — формации.

дрение и в какой-то степени подавляют развитие сопутствующих травяных компонентов, также вероятно, что какое-то определенное влияние на кустарники оказывают и травы; но все это происходит в каких-то рамках, позволяющих кустарникам и травам совместно существовать в кустарниковых степях (кустарникам в качестве эдификаторов, а травам как содоминантам или субэдификаторам), нормально развиваться и обсеменяться. Когда же проективное покрытие кустарников является предельно высоким (около 80–100%) и они являются единственно и абсолютно господствующим элементом сообщества, последнее должно рассматриваться в кустарниковом типе растительности.

По Е. П. Коровину (1962), степи представляют растительность, «. . . образованную в основном дерновинистыми злаками» (стр. 41). Кроме того, он отмечает, что «. . . тяньшанским степям, наряду с дерновинистой формой злака, присущи кустарники и полукустарники» (стр. 42). Горные степи Средней Азии и Южного Казахстана Коровин делит на основе высотного фактора на группу субаридных, или мезотермных, и группу холодных, или микротермных, степей и каждую из них — на ряд формаций. Однако формации и составляющие их ассоциации лишены у Коровина таксономического соответствия, в связи с неодинаковым критерием для их диагностирования и выделения. Например, тырсово-полынная и ковылково-полынная формации определяются по эдификаторным видам ковыля, а образующие формации ассоциации характеризуются по видам соэдификаторов; так, в типчаково-полынной формации выделяются типчаково-тяньшанскополынная, типчаково-сублессингиановополынная и другие ассоциации. В то же время некоторые другие формации степей различаются по родовому эдификатору, а составляющие их ассоциации — по видовому эдификатору; например, в формации овсецовых степей объединяются ассоциации разных видов овсеца. Иное отношение проявлено к тырсовым степям, для которых выделяются две формации: тырсово-типчаковая, относимая к субаридным степям, и ковыльно-овсецовая, включенная в группу холодных степей; в обеих формациях основной эдификатор — тырса. Вместе с тем все кустарниковые степи объединены в одной формации кустарниковых степей на основе общей жизненной формы, т. е. опять по новому принципу, а ассоциации внутри формации кустарниковых степей различаются по общему родовому эдификатору (карагановые, таволговые ассоциации). Все эти примеры показывают, что классификация степей Средней Азии и Южного Казахстана, предложенная Коровиным, лишена необходимых принципиальных устоев и нуждается в серьезной доработке.

Еще менее разработанной и обоснованной следует признать схему классификации степей растительности Кавказа, предложенную А. А. Гроссгеймом (1948). Согласно этой классификации, степи вместе с лугами относятся к типу Prata, а он в свою очередь входит в группу типов Herbosa. Степную растительность, в зависимости от степени развития дернового процесса, Гроссгейм делит на полустепь (бородачевая и золотобородниковая полустепи) и степь, а последнюю подразделяет на варианты луговых и ковыльных степей с основными дернообразователями — ковылями; те и другие далее не расчленяются.

П. Д. Ярошенко (1961) при классификации степной растительности, вслед за Лавренко, признает категории луговых, настоящих, пустынных и других подтипов степей, не уточняя, однако, их таксономического значения.

Предложенную В. Б. Сочавой «единую систему растительного покрова» (1958, 1961) проиллюстрируем на примере ковылковых степей, взятом из его работы 1961 года.

Приведенная система таксономических единиц классификации растительности представляет смесь таксономических единиц типологического и географического порядков: ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций и тип растительности являются единицами классификации растительных сообществ. В то же время дру-

ТАБЛИЦА 1

Принадлежность некоторых растительных ассоциаций к таксономическим подразделениям более высокого ранга (по В. Б. Сочава)

Таксономические подразделения	Казахский мелкосопочник
Ассоциация.	Разнотравно-красноковыльно (*Stipa rubens*)-ковылковые (*Stipa lessingiana*) степи с мезофитным элементом.
Группа ассоциаций.	Разнотравно-красноковыльно-ковылковые степи.
Субформация.	Североказахстанская.
Формация.	Ковылковые (*Stipa lessingiana*) степи.
Группа формаций.	Ковыльные степи.
Класс формаций.	Заволжско-Казахстанские дерновинно-злаковые степи.
Фратрия формаций.	Заволжско-Казахстанская.
Тип растительности.	Степной.
Свита типов растительности.	Аркто-травяно-лесная.
Система типов растительности.	Северная внетропическая.

гие единицы — субформация, фратрия формаций и остальные, более высокого ранга, — являются территориальными единицами растительности, предназначенными для ботанико-географического или геоботанического районирования.

По тем же соображениям не может быть приемлемой «генетическая классификация растительных сообществ» Б. А. Быкова (1953, 1957). Его «пангрегация», например, по своему объему, как утверждает сам автор, полностью совпадает с ботанико-географической областью или зоной и, следовательно, не имеет прямого отношения к классификации растительности как таковой.

Степной тип растительности, по нашему мнению, характеризуется господством ксерофильных микротермных многолетних травяных растений (преимущественно дерновинных, реже корневищных или рыхлокустовых злаков или разнотравья) или кустарников, кустарничков и полукустарничков, а также однородным флористическим составом, строением и общностью происхождения и развития из плейстоценового флористического и фитоценотического комплекса.

Сформулированное нами определение степного типа растительности в некоторых чертах согласуется с первоначальным широким представлением Лавренко (1940). Но оно дополнено указанием на то, что в степях наряду с травами эдификаторами могут быть также кустарники, кустарнички и полукустарнички, однако все эти жизненные формы являются родственными по происхождению и близкими по фитоценотическим признакам.

В связи с тем что в степном типе растительности отчетливо вырисовываются группы растительных сообществ, различающиеся господством тех или иных жизненных форм, но обязательно связанные общим генезисом, флористическим составом, структурой и т. д., представляется логичным и естественным считать их подтипами степного типа растительности — подтипами травяных, кустарниковых, кустарничковых и полукустарничковых степей.

Растительная формация. В. В. Алехин (1935) характеризовал растительную формацию как «объединение фитоценозов различного флористического состава и различного ярусного строения, но с одним и тем же доминантом-эдификатором или группой кондоминантов-эдификаторов. Например, сюда относятся все сосновые леса из *Pinus silvestris*, все еловые леса из *Picea excelsa*, все ковыльные степи со *Stipa lessingiana*, все луга с *Nardus stricta* и т. д.» (стр. 34). Именно такого толкования формации придерживался Алехин и в последующих публикациях (1938, 1944), за исключением работы 1936 г., в которой непонятно почему (возможно, по недосмотру), написано, что: «Все ассоциации соснового леса и их группы слагаются в формацию „сосновый лес“, соответствующие ассоциации еловые дают формацию „еловый лес“» (1936 : 350).

Вообще говоря, термин «формация» оказался весьма удачным, так как большинством советских геоботаников с давних времен он понимается одинаково как совокупность ассоциаций с общим эдификаторным видом (или, редко, с несколькими эдификаторными видами, относящимися к основной господствующей синузии или ярусу).

Однако при практическом использовании некоторыми авторами этого термина для целей классификации степной растительности не все обстоит так просто и благополучно, как кажется на первый взгляд. Правда, Исаченко и Рачковская (1961) утверждают, что «Выход в свет обобщающей работы Е. М. Лавренко „Степи СССР“ в 1940 г. положил конец разногласиям в трактовке зональных типов степей. . . В настоящее время зональное подразделение степной растительности, по Е. М. Лавренко, на луговые, настоящие (разнотравно-ковыльные, типчаково-ковыльные) и опустыненные или пустынные степи можно считать общепринятым» (стр. 134). Однако на стр. 140 эти авторы вынуждены констатировать, что «. . . некоторые формации (ковылковых, тырсиковых степей) не увязываются с классами формаций, выделенных Е. М. Лавренко, поскольку они включают группы ассоциаций, часть которых должна быть отнесена к настоящим степям (например, красноковыльно-ковылковая, типчаково-ковылковая, ксерофитно-разнотравно-ковылковая), а другая часть — к пустынным степям (группы ассоциаций полынно-ковылковых степей). Следовательно, вопрос о соотношении формаций с высшими единицами еще нуждается в проверке и доработке. Это особенно касается класса формаций пустынных степей, признаки и объем которого не вполне ясны» (стр. 140).

Такое двойственное отношение авторов к одному и тому же вопросу можно объяснить тем, что над ними довлеет установившаяся традиция считать, что подразделения степной растительности, введенные в науку Лавренко, являются бесспорными и общепринятыми, хотя при попытке использовать их для конкретной классификации степей Северного Казахстана они не могли не обнаружить их несостоятельности.

К сожалению, подобной традиции придерживаются и многие другие геоботаники-степеведы, применяющие названные выше единицы при классификации степного растительного покрова (Вандакурова, 1950; Ревердатто, 1954, 1956; Афанасьев и др., 1956; Куминова, 1960; Круцкевич, 1961; Рещиков, 1961; Шумилова, 1962; Рончинская, 1963, и многие другие).

В системе классификации степей Лавренко (1940) формации устанавливаются, как пишет автор, по «. . . систематическому (родовому в основном) составу группировок» (стр. 61). Между тем по его схеме получается, что к одной формации относятся лессинговоковыльные тырсовые, украинскоковыльные и сарептскоковыльные степи, а к другой — те же степи с содоминантой типчаком (не играющим подобной роли в предыдущей формации), при условии, что обе формации существуют в пределах подтипа настоящих степей. Если же перечисленные формации степей находятся в подтипе опустыненных степей, то они образуют еще две параллельные формации, но только с новой содоминантой — полынью — или с двумя содоминантами — типчаком и полынью. По таким соображениям все ковыльные формации (в общепринятом смысле) в схеме Лавренко оказались раздробленными на разное число формаций каждая. Так, формации *Stipa joannis*, *S. stenophylla*, *S. rubens* и *S. ucrainica* разбиты на две формации каждая; формации *S. sareptana* и *S. lessingiana* — на четыре формации, и формация *S. capillata* — на девять или даже одиннадцать (если учесть отсутствующие в схеме тырсовые степи антропогенного происхождения, довольно обычные в подзоне луговых степей).

При анализе таксономических подразделений разбираемой классификации бросается в глаза то исключительное значение, которое придается типчаку, особенно в подразделениях ковыльных степей. Так, например, в группе формаций луговых дерновиннозлаковых степей показаны три формации: 1) Herbeto-Stipeta (joannis, stenophyllae), 2) Herbeto-Festuceto-Stipeta (joannis, stenophyllae). 3) Herbeto-Festuceta (sulcatae); из них первые две выделены по признаку отсутствия или наличия типчака в числе доминирующих видов, а третья формация — по отсутствию ковыля. При этом, например, группа ассоциаций разнотравно-узколистноковыльных степей принадлежит одной формации (Herbeto-Stipeta), а группа близких ассоциаций разнотравно-типчаково-узколистноковыльных степей относится уже к другой формации (Herbeto-Festuceto-Stipeta), что явно расходится с правилами логики, так как часть одного предмета не может быть одновременно составной частью другого. А ведь по такому «принципу» в схеме разделено большинство формаций и составляющих их групп ассоциаций, в частности — все ковыльные сообщества подтипов луговых, настоящих и опустыненных степей.

Однако, если исходить из обычного представления о сущности растительной формации как объединении ассоциаций с общим эдификаторным видом (именем которого и принято называть формацию), то тогда все четыре типчаковые формации схемы Лавренко должны быть отнесены к одной типчаковой формации, а ковыльные формации — соответственно к формациям *Stipa joannis*, *S. stenophylla*, *S. pulcherrima* и других ковылей, и расцениваться они должны как ассоциации или группы ассоциаций, одним словом, как категории, подчиненные формации.

Рассмотренное своеобразное толкование содержания и таксономического значения терминов «формация» и «группа ассоциаций» в схеме Лавренко не нашло широкого отклика в нашей литературе по степям. Редким исключением является, например, работа Афанасьева и др. (1956). В вопросах классификации степей Украины они целиком и полностью стоят на позициях Лавренко, так же трактуют подразделения формации, группы и класса формаций; но установленные Лавренко варианты степей — петрофитный, псаммофитный и галофитный — они рассматривают как особые классы формаций каменистых, псаммофитных и галофитных степей (применив не зональный, а экологический принцип, по А. П. Шенникову, 1941), а класс формаций кустарниковых степей у них из степного типа растительности выпал вообще.

Н. С. Камышев (1961, 1963) опубликовал классификацию степей центрально-черноземных областей европейской части СССР, которая несколько отличается от системы Лавренко. Формацию они понимают и трактуют одинаково; группы ассоциаций и группы формаций Лавренко и соответствующие им комбинация и конгрегация Камышева различаются только названиями, но между остальными таксонами более высокого ранга совпадения нет, так как фация Камышева меньшего, а федерация — большего объема, нежели подтип Лавренко; степной тип является частью травянистого типа Камышева. Нельзя признать целесообразным предложение Камышева заменить привычные названия таксономических единиц классификации растительности новыми терминами (комбинация, конгрегация, фация, федерация); чтобы показать соподчиненность промежуточных единиц (группа ассоциаций, группа и класс формаций) с основными таксонами (ассоциациями и формациями), полезно отразить это в номенклатуре. Непоследовательность Камышева при создании номенклатуры классификационных подразделений бросается в глаза особенно после того, как сам автор для наиболее крупной таксономической единицы сохраняет привычное название — тип растительности — по причине «. . . его общепринятости» (1961 : 53).

А с с о ц и а ц и я. В. В. Алехин к числу основных признаков ассоциации относит: 1) флористический состав, 2) определенное ярусное расчленение, 3) присутствие доминант и эдификаторов. Эти дифференциальные признаки должны рассматриваться, по Алехину, на фоне экологических условий.

По Лавренко, растительная ассоциация представляет собой «объединение фитоценозов, сходных по своей синузиальной структуре, с одинаковым составом доминант во всех основных синузиях (в том числе и эдификаторов господствующей синузии), с одинаковыми взаимоотношениями между растениями и растениями и средой» (1956 : 61). Это определение страдает некоторой неопределенностью, отсутствием необходимого признака — однородного видового состава, и прямого указания на определенные экологические условия. Эти пробелы в значительной мере восполняются трактовками Алехина и Сукачева.

По В. Н. Сукачеву (1957), «Растительная ассоциация (тип фитоценоза), являясь основной единицей в фитоценологии, объединяет все фитоценозы, однородно участвующие в аккумуляции и трансформации вещества и энергии на поверхности земли, или точнее ее фитосферы. В соответствии с этим они характеризуются в основном однородным видовым составом, однородной синузиальной структурой, отражающей соответствующий состав экологических типов растений, и однородным составом факторов среды, влияющих на фитоценотический процесс» (стр. 18—19).

Хотя между определениями термина «ассоциация» Алехина и Сукачева существенных расхождений как будто нет (кроме имеющегося у Алехина признака эдификаторов и доминант). формулировка Алехина более импонирует; она отражает конкретные признаки, более всесторонне освещает объект исследования, облегчает выявление и диагностирование ассоциаций в полевых условиях и систематизацию их описаний в камеральный период.

Поэтому мы рассматриваем ассоциацию как объединение растительных сообществ или фитоценозов, характеризующихся общими эдификаторами и основными доминантами, однородной ярусной и синузиальной структурой и определенными экологическими условиями.

Как известно, всякое растительное сообщество представляет не какое-то застывшее статическое сообитание видов растений и потому легко поддающееся регистрации и точному учету; растительное сообщество — это сложное закономерное объединение экологически, систематически и биологически разнородных видов, взаимосвязанных и непрестанно взаимодействующих как друг с другом, так и с условиями среды, находящихся в непрерывном движении и развитии, с перерывами непрерывности, представляющими границы между двумя соседними ассоциациями. Однако эти границы не всегда отчетливо выражены и легко прослеживаются: они достаточно определенны только при резкой смене экологических условий и с трудом поддаются установлению в случаях очень постепенного изменения последних. Это наблюдается, в частности, когда предгорная равнина, занятая ассоциацией красноватоковыльной степи (например, Stipa rubens — Festuca sulcata — Salvia stepposa — Carex supina — Thymus marschallianus), очень постепенно и плавно переходит в делювиальный шлейф соседнего увала, одетый, как кажется на первый взгляд, той же ассоциацией красноватоковыльной степи. Однако после тщательного анализа оказывается, что эти группировки, хотя и очень несущественно, но все же различны: на переходной полосе к шлейфу отмечено появление в почве щебенки, а в списке видов зарегистрированы *Onosma simplicissimum*, *Centaurea marschalliana*, *Gypsophila paniculata* (с обилием sol. или sol. — sp.), которых не было в описании на равнине. Надо думать, что это будет эдафический (петрофитный) вариант названной выше основной плакорной ассоциации, который в отличие от нее целесообразно назвать: Stipa rubens—Festuca sulcata+Salvia stepposa—Carex supina + + Thymus marschallianus (+Herbae petrosae). Необходимо помнить, что в такой динамической системе, какою представляется растительная ассоциация, упомянутые выше главнейшие ее признаки являются величинами не абсолютно, а относительно постоянными. В зависимости от почти незаметных на глаз изменений условий местоположения почва может

измениться в сторону некоторой щебнистости (как в приведенном выше примере), или карбонатности, увеличения или уменьшения увлажнения и т. д. В связи с этим могут внедриться в небольшом числе новые виды с иной экологией, или некоторые константные виды с малым обилием превратятся во второстепенные доминанты, а некоторые второстепенные доминанты, наоборот, могут перейти на положение единично встречающихся видов и т. д. В результате подобных незначительных отклонений признаков от нормы, свойственной плакорным местообитаниям данной ассоциации, и появятся ее эдафические варианты: петрофитный, кальцефитный, галофитный, мезофитный и др.

Границу между тем или другим вариантом данной ассоциации и новой ассоциацией нужно проводить, учитывая присутствие видов иной экологии, когда они встречаются в небольшом числе особей (в рассмотренном примере — петрофилов), или когда постоянно присутствующие в ассоциации некоторые малообильные виды увеличивают свое числовое обилие до степени второстепенных доминант, а другие изменяются в обратном направлении. Таким образом, из изложенного видно, что варианты ассоциаций являются подразделениями внутри той или иной ассоциации, а не между разными ассоциациями, как это получается у Исаченко и Рачковской (1961 : 136 и др.).

С у б э д и ф и к а т о р ы, о с н о в н ы е д о м и н а н т ы и в т о р о с т е п е н н ы е д о м и н а н т ы. Основными доминантами являются виды растений с наибольшим обилием после эдификатора, вместе с которым они играют в ассоциации главнейшую ценозообразующую роль и определяют ее физиономию. В плакорных ассоциациях степей эдификатор и все доминанты (основные и второстепенные) являются видами, в общем экологически сходными. В то же время другие ассоциации, которые существуют в условиях выраженного мезо- или микрорельефа и испытывают влияние некоторого засоления, каменистости почвы или повышенного увлажнения, содержат в числе доминант виды, экологически резко отличные. Так, в составе формации красноватоковыльных степей находятся ассоциации: 1) Stipa rubens—Glycyrrhiza korshinskyi—Festuca sulcata, 2) Stipa rubens—Artemisia frigida—Centaurea marschalliana+Potentilla glaucescens и 3) Stipa rubens+Libanotis sibirica—Salvia stepposa+Medicago falcata—Carex supina.

К числу основных доминант в первой из них относится солодка Коржинского — типичный галофил — и типчак, отличающийся широкой экологической амплитудой; во второй — полынь холодная; василек и лапчатка являются второстепенными доминантами, все они — петрофилы; в третьей, в условиях несколько повышенного увлажнения, к основным доминантам относится порезник сибирский (люцерна, шалфей и осока являются второстепенными доминантами). В отличие от обычных основных доминант, реагирующих на условия существования так же, как эдификаторы, солодка, полынь и порезник нуждаются в особых, специфических условиях обитания. Такие основные доминанты (с иной экологией) будут называться субэдификаторами.

Г р у п п ы и к л а с с ы а с с о ц и а ц и й. Промежуточными градациями между ассоциациями и формациями принято считать группы и классы ассоциаций. Лавренко и некоторые другие авторы предлагают относить к одной группе все ассоциации, характеризующиеся общим видовым эдификатором. Подавляющее большинство отечественных геоботаников подобные объединения, как известно, рассматривает как формацию.

Мы считаем, что все ассоциации красноватоковыльных степей с субэдификатором солодкой Коржинского составляют группу ассоциаций солодково-красноватоковыльных галофитных степей. Другую группу составят все ассоциации горичниково-красноватоковыльных галофитных степей и т. д. Отсюда вытекает, что группы ассоциаций составляются из ассоциаций, характеризующихся общими эдификаторами и субэдификаторами.

ТАБЛИЦА 2

К л а с с и ф и к а ц и я к р а с н о в а т о к о в ы л ь н ы х с т е п е й (S t e p p a e r u b e n t i s t i p o s a e)

Тип	Подтип	Класс формаций	Группа формаций	Формация	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциация
Степи (Steppae).	Травяные степи (Steppae herbosae).	Плотнодерновиннозлаковые степи (Steppae solidocaespitoso-graminosae).	Ковыльные степи (Steppae stipaceae).	Красноватоковыльные степи (Steppae rubentistiposae).	Разнотравно-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae herboso-rubentistiposae planiciales).	Таволгово-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae filipendulose-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens—Filipendula hexapetala + Salvia stepposa—Potentilla humifusa.
						Порезниково-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae libanotitoso-rubentistiposae planiciales).	1. Stipa rubens + Libanotis sibirica—Festuca sulcata + Trifolium montanum + Filipendula hexapetala—Thymus serpyllum. 2. Stipa rubens + Libanotis sibirica—Salvia stepposa + Medicago falcata—Carex supina.
						Зопниково-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae phlomisoso-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens + Phlomis tuberosa—Festuca sulcata—Carex praecox.
						Горцево-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae polygonoso-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens + Polygonum alpinum—Festuca sulcata + Trifolium montanum + Galium ruthenicum—Scutellaria oxyphylla.
					Злаково-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae graminoso-rubentistiposae planiciales).	Типчаково-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae festucoso-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens—Festuca sulcata + Salvia stepposa—Carex supina + Thymus marschallianus.
						Тонконогово-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae koelerioso-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens—Koeleria gracilis + Phleum phleoides + Filipendula hexapetala—Thymus punctulosus + Potentilla humifusa.
						Обыкновенноковыльно-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae joannistiposo-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens + St. joannis—Festuca sulcata + Trifolium montanum + Salvia stepposa—Thymus serpyllum.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип	Подтип	Класс формаций	Группа формаций	Формации	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциация
Степи (Steppae).	Травяные степи (Steppae herbosae).	Плотнодерновиннозлаковые степи (Steppae solidocaespitoso-graminosae).	Ковыльные степи (Steppae stipaceae).	Красноватоковыльные степи (Steppae rubentistiposae).	Злаково-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae graminoso-rubentistiposae halophyticae).	Узколистноковыльно-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae stenophyllistiposo-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens + S. stenophylla—Trifolium montanum—Thymus serpyllum.
					Разнотравно-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae herboso-rubentistiposae halophyticae).	Лессинговоковыльно-красноватоковыльные плакорные степи (Steppae lessingianistiposo-rubentistiposae planiciales).	Stipa rubens + S. lessingiana—Salvia stepposa.
						Узколистноковыльно-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae stenophyllistiposo-rubentistiposae halophyticae).	Stipa rubens + S. stenophylla—Festuca sulcata + Artemisia latifolia—Fragaria viridis.
						Горичниково-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae peucedanoso-rubentistiposae halophyticae).	1. Stipa rubens + Peucedanum lubimenkoanum—Festuca sulcata—Filipendula hexapetala. 2. Stipa rubens—S. stenophylla + Peucedanum lubimenkoanum—Festuca sulcata—Pulsatilla patens.
						Морковниково-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae silausoso-rubentistiposae halophyticae).	Stipa rubens + Silaus besseri—Festuca sulcata + Artemisia latifolia.
						Широколистнополынно-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae latifoliartemisioso-rubentistiposae halophyticae).	1. Stipa rubens—Artemisia latifolia—Carex supina + Thymus pannonicus. 2. Stipa rubens + S. capillata—Festuca sulcata + Koeleria gracilis + Artemisia latifolia.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип	Подтип	Класс формаций	Группа формаций	Формации	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциация
Степи (Steppae).	Травяные степи (Steppae herbosae).	Плотнодерновиннозлаковые степи (Steppae solidocaespitoso-graminosae).	Ковыльные степи (Steppae stipaceae).	Красноватоковыльные степи (Steppae rubentistiposae).	Разнотравно-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae herboso-rubentistiposae halophyticae).	Солодково-красноватоковыльные галофитные степи (Steppae glycyrrhizoso-rubentistiposae halophyticae).	Stipa rubens + Glycyrrhiza korshinskyi—Festuca sulcata.
					Разнотравно-красноватоковыльные кальцефитные степи (Steppae herboso-rubentistiposae calciphyticae).	Поникшешалфейно-красноватоковыльные кальцефитные степи (Steppae nutantisalvioso-rubentistiposae calciphyticae).	Stipa rubens + Salvia nutans—Carex pediformis—Potentilla glaucescens.
					Злаково-красноватоковыльные кальцефитные степи (Steppae graminoso-rubentistiposae calciphyticae).	Коржинсковоковыльно-красноватоковыльные кальцефитные степи (Steppae korshinskyistiposo-rubentistiposae calciphyticae).	Stipa rubens + S. korshinskyi—Festuca sulcata—Carex supina.
						Сарептскоковыльно-красноватоковыльные кальцефитные степи (Steppae sareptanistiposo-rubentistiposae calciphyticae).	Stipa rubens + S. sareptana—Festuca sulcata + Salvia stepposa + Achillea nobilis—Thymus serpyllum + Potentilla humifusa.
					Злаково-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae graminoso-rubentistiposae petrophyticae).	Степномятликово-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae stepposopooso-rubentistiposae petrophyticae).	Stipa rubens + Poa stepposa + Festuca sulcata—Thymus kasakstanicus + Potentilla glaucescens.
						Пустынноовсецово-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae desertorihelictotrichoso-rubentistiposae petrophyticae).	Stipa rubens + Helictotrichon desertorum + + Libanotis sibirica—Festuca sulcata + + Artemisia frigida + Salvia stepposa—Potentilla humifusa.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип	Подтип	Класс формации	Группа формаций	Формации	Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Ассоциация
Степи (Steppae).	Травяные степи (Steppae herbosae).	Плотнодерновиннозлаковые степи (Steppae solidocaespitoso-graminosae).	Ковыльные степи (Steppae stipaceae).	Красноватоковыльные степи (Steppae rubentistiposae).	Злаково-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae graminoso-rubentistiposae petrophyticae).	Лессинговоковыльно-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae lessingianistiposo-rubentistiposae petrophyticae).	Stipa rubens + S. lessingiana—Festuca sulcata + Artemisia campestris.
					Кустарничково-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae fruticuloso-rubentistiposae petrophyticae).	Холоднополынно-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae frigidiartemisioso-rubentistiposae petrophyticae).	1. Stipa rubens—Artemisia frigida—Centaurea marschalliana + Potentilla glaucescens. 2. Stipa rubens + Seseli ledebourii—Artemisia frigida—Potentilla humifusa.
						Тимьяно-красноватоковыльные петрофитные степи (Steppae thymoso-rubentistiposae petrophyticae).	Stipa rubens—Carex pediformis—Thymus rasitatus + Th. punctulosus + Dianthus acicularis + Cerastium arvense.
					Разнотравно-красноватоковыльные пойменные степи (Steppae herboso-rubentistiposae inundatae).	Таволгово-красноватоковыльные пойменные степи (Steppae filipenduloso-rubentistiposae inundatae).	Stipa rubens—Filipendula hexapetala + Artemisia armeniaca—Thymus marschallianus.
					Злаково-красноватоковыльные пойменные степи (Steppae graminoso-rubentistiposae inundatae).	Типчаково-красноватоковыльные пойменные степи (Steppae festucoso-rubentistiposae inundatae).	Stipa rubens—Festuca sulcata + Filipendula hexapetala.
						Тонконогово-красноватоковыльные пойменные степи (Steppae koelerioso-rubentistiposae inundatae).	Stipa rubens—Koeleria gracilis + Salvia stepposa—Potentilla humifusa.
						Узколистноковыльно-красноватоковыльные пойменные степи (Steppae stenophyllistiposo-rubentistiposae inundatae).	1. Stipa rubens + S. stenophylla + S. joannis—Salvia stepposa + Artemisia armeniaca—Thymus marschallianus. 2. Stipa rubens + S. stenophylla + S. pulcherrima—Thymus serpyllum.

Все группы ассоциаций красноватоковыльных степей с субэдификаторами-галофилами из класса двудольных объединяются в класс ассоциаций разнотравно-красноватоковыльных галофитных степей. Другой класс ассоциаций злаково-красноватоковыльных галофитных степей образуют ассоциации с субэдификаторами из злаков. На том же основании все ассоциации с разными видами субэдификаторов-петрофилов объединяются в группы ассоциаций красноватоковыльных петрофитных степей, а все их группы, соответственно, — в классы разнотравно- и злаково-красноватоковыльных петрофитных степей и т. д.

Все плакорные ассоциации красноватоковыльных степей (и других формаций) с основными доминантами из двудольных трав объединяются в группы ассоциаций, например таволгово-красноватоковыльных, зопниково-красноватоковыльных степей и т. д., а все они, вместе взятые, составляют класс ассоциаций разнотравно-красноватоковыльных степей. Когда в группах плакорных ассоциаций основными доминантами являются злаки, они составляют класс ассоциаций злаково-красноватоковыльных плакорных степей.

Изложенные принципиальные установки и соображения, касающиеся классификации степной растительности, проиллюстрированы на примере формаций красноватоковыльных степей Башкирии (табл. 2).

Кроме того, для формации красноватоковыльных степей дана схема эколого-фитоценотических отношений между группами ассоциаций и смежными формациями (см. схему). Эта схема наглядно показывает соподчиненность основных плакорных групп ассоциаций с другими группами неплакорных ассоциаций красноватоковыльных степей и с соседними формациями, обусловленную воздействием тех или иных экологических факторов. Центральное место в схеме занимают основные группы ассоциаций, свойственные равнинным условиям той или иной подзоны. От этих групп вверх по вертикали располагается мезофитный ряд групп ассоциаций, характеризующихся некоторым увеличением увлажнения; вниз по вертикали располагается ксерофитный ряд групп ассоциаций, отличающийся уменьшением увлажнения. Под углами в 45° от основных групп ассоциаций располагаются ряды: вверх влево — пойменный, вниз вправо — петрофитный и влево — кальцефитный ряды групп ассоциаций.

Пойменные травяные, наиболее ксерофитные сообщества, как видно из прилагаемых таблицы и рисунка, отнесены к степному типу растительности. Это сделано на том основании, что более ксерофитные травяные сообщества заливных долин рек, например типчаковые, ковыльные и некоторые другие, по своему видовому составу и строению и по всем иным фитоценотическим признакам (за исключением специфических особенностей существования в пойме), не отличаются от ассоциаций одноименных формаций, обитающих в плакорных условиях водоразделов. Это обстоятельство обязывает причислить их к степям и рассматривать в рамках соответствующих формаций степей (например, разнотравно-красноватоковыльные пойменные степи составят класс ассоциаций внутри формации красноватоковыльных степей).

Подобно предыдущим, и петрофитные ассоциации, наблюдающиеся почти во всех степных формациях, представляют их неотъемлемую составную часть. И нет никаких оснований отрывать их от соответствующих степных формаций и обособлять в категорию горных степей (как поступают некоторые авторы), внутри которых пришлось бы выделять ряд параллельных формаций (например, красноватоковыльных, лессинговоковыльных и других), одноименных с теми, ассоциации которых распространены на соседних плакорных местообитаниях.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1935). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5. — Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в ее основных зонах. В кн.: Г. Вальтер — В. Алехин. (1936). Основы ботанической географии. — Алехин В. В. (1938). Классификационные схемы растительности. Сов. бот. 3. — Алехин В. В. (1944). География растений. — Афанасьев Д. Я.,

Г. И. Билык, Е. М. Брадис, Ф. О. Гринь. (1956). Классификация растительности Украинской ССР. Укр. бот. журн., XIII, 4. — Блюменталь И. Х. (1956). К вопросу о классификации степей. В сб., посвящ. 75-летию со дня рожд. акад. В. Н. Сукачева. — Быков Б. А. (1953). Геоботаника. — Быков Б. А. (1957). Морфологические, экологические, географические и генетические основы классификации фитоценозов. Тез. докл. на II делегатск. съезде ВБО, IV, секц. флоры и растит., 2, 2-е изд. — Быков Б. А. и Е. Ф. Степанова. (1933). Кустарниковые степи как тип растительности. Изв. ВГО, 85, 1. — Вандакурова Е. В. (1950). Растительность Кулундинской степи. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. Матер. к познанию фауны и флоры СССР, МОИП, отд. бот., 4 (XII). — Исаченко Т. И. и Е. И. Рачковская. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 13. — Камышев Н. С. (1961). Основы классификации степей центрально-черноземных областей. Бюлл. МОИП, отд. биолог. 66, 3. — Камышев Н. С. (1963). Опыт систематизации фитоценозов Центрального Черноземья. Изв. Воронежск. отд. ВБО. — Карамышева З. В. (1961). О кустарниковых степях на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в подзоне сухих и пустынных степей). Тр. Инст. бот. АН Казахск. ССР, 11. — Коровин Е. П. (1961—1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, I и II. — Круцкевич М. М. (1961). Растительность степных склонов Подольских Татр в пределах Хмельницкой области. Изв. Кам.-Подольск. с.-х. инст., 4. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая.— Куминова А. В. и Е. В. Вандакурова. (1949). Степи Сибири. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — Лавренко Е. М. (1954). Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. В сб.: Вопросы ботаники, 1. — Лавренко Е. М. (1956). Растительный покров СССР. Пояснит. текст к геобот. карте СССР, II. — Ревердатто В. В. (1954). Степи Хакасии. Изв. ВГО, 87, 3. — Ревердатто В. В. (1956). О принципах классификации и выделения таксономических единиц степей Хакасии. В сб. работ, посвящ. 75-летию со дня рожд. акад. В. Н. Сукачева. — Рещиков М. Н. (1961). Степи Западного Забайкалья. Тр. Вост.—Сиб. фил. СО АН СССР, сер. биолог., 34. — Ронгинская А. В. (1963). Степи юго-востока Западно-Сибирской низменности. Тр. Центр.-Сиб. бот. сада АН СССР, 6. — Сочава В. Б. (1958). Пути построения единой системы растительного покрова. Тез. докл. на II делегатск. съезде ВБО, 4, 2. — Сочава В. Б. (1961). Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биоценозов. Тр. Инст. биолог. Уральск. ФАН СССР, 2. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Шенников А. П. (1958). О некоторых спорных вопросах классификации растительности. Бот. журн., 8. — Шенников А. П. (1962). К созданию единой естественной классификации растительности. В сб.: Проблемы ботаники, VI. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. — Ярошенко П. Д. (1961). О классификации степей. Тр. Инст. биолог. Уральск. ФАН СССР, 27.

Московский государственный
университет.

ON THE PROBLEM OF CLASSIFICATION OF STEPPE VEGETATION

By P. P. Zhudova

SUMMARY

The article comprises a critical review of the existing classifications of steppe vegetation and of the principal concepts (taxa) of these classifications. A tentative new scheme of classification is proposed by the author and illustrated by the example of the classification of vegetation of the steppes of the Bashkir A. S. S. R. made according to this scheme.

УДК 581.481 : 581.14 : 581.543.6 : 582.76/.77

М. М. Лодкина

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША БЕРЕСКЛЕТА ЕВРОПЕЙСКОГО *EUONYMUS EUROPAEA* L. В ПЕРИОД СТРАТИФИКАЦИИ СЕМЯН

С 3 рисунками и 4 таблицами рисунков

(Получено 8 VI 1964)

M. M. LODKINA. THE DEVELOPMENT OF EMBRYO IN *EUONYMUS EUROPAEA* L. AT THE TIME OF STRATIFICATION OF SEEDS

Исследование зародыша бересклета европейского во время стратификации семян представляет интерес с двух точек зрения. Для изучения причин глубокого покоя семян и физиологии прорастания очень существенно знать характер процессов роста в зародыше в этот период и выяснить, когда начинается прорастание; важно также установить степень развития зародыша в зрелых семенах, так как длительный глубокий покой семян нередко связан с недоразвитостью зародыша (Грушвицкий, 1961).

Семена бересклета европейского *Euonymus europaea* L., как правило, не способны прорастать сразу после их созревания на материнском растении и рассеивания. Они должны предварительно подвергнуться длительной стратификации в переменных температурных условиях. Зародыш в зрелых семенах крупный (до 5 мм в длину), лопатовидный, с хорошо развитыми семядолями и осевой частью. Более детальные сведения об его строении отсутствуют. В отношении степени развитости он не привлекал внимания морфологов. Покой семян бересклета, т. е. временная неспособность к прорастанию в обычных условиях, интересовала только физиологов. Для познания физиологической сущности этого явления ими уже немало сделано и продолжаются интенсивные поиски. По увеличению сухого веса зародыша в течение стратификации и в особенности в ее теплый период установлен рост зародыша (Николаева, 1959). Однако морфологических доказательств роста нет, кроме некоторого, заметного на глаз увеличения размера зародыша. Отсутствие морфологических данных о состоянии зародыша становится тормозом в дальнейших исследованиях. Сведения о физиологических процессах, происходящих в семенах бересклета европейского во время стратификации, могут быть почерпнуты из работ Николаевой (1956, 1958, 1959, 1962 и др.). Здесь же мы сообщим лишь самое существенное, непосредственно относящееся к нашему исследованию.

Семена бересклета европейского характеризуются глубоким двуступенчатым покоем. До периода холодной стратификации, обязательной для нарушения покоя семян многих растений, семена этого вида бересклета должны предварительно подвергнуться теплой стратификации при температуре 8—20° (оптимальная продолжительность ее 2—3 месяца). К концу периода теплой стратификации происходит раскрывание семян — растрескивание их покровов. При этом объем семени увеличивается и небольшая часть эндосперма высовывается наружу. В таком состоянии семена могут оставаться очень долго (до 8 лет), не теряя жизнеспособности. После завершения периода теплой стратификации должен следо-

вать период воздействия пониженной температурой (3—5°) продолжительностью 3—4 месяца.

В течение первых 10—12 дней теплой стратификации наблюдается энергичное набухание намоченных и находящихся в тепле семян, влажность их повышается до уровня влажности свежесобранных семян (рис. 1). При этом оводненность зародыша вдвое превышает оводненность эндосперма. Затем вода начинает поступать в зародыш медленнее и вскоре влажность его стабилизируется. Почти одновременно с увеличением влажности наблюдается быстрое возрастание интенсивности дыхания, сменяющееся его ослаблением и последующей стабилизацией. В конце периода теплой стратификации, а иногда уже после перехода к холодной страти-

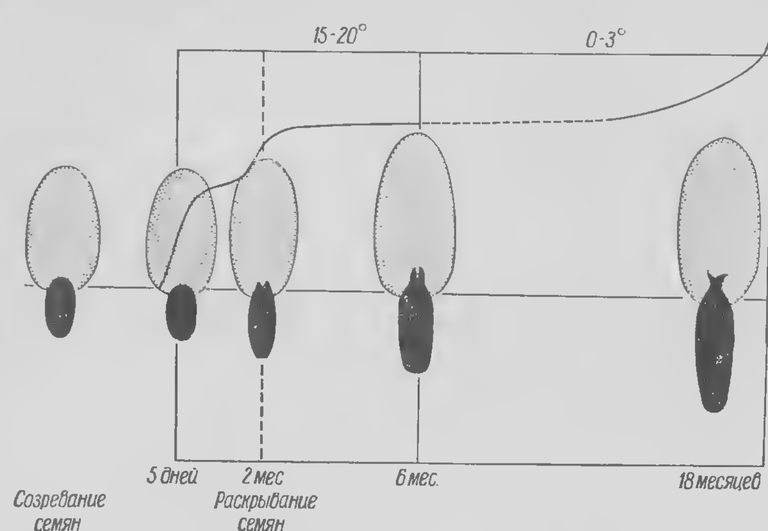


Рис. 1. Развитие зародыша бересклета европейского во время теплой (15—20°) и холодной (0—3°) стратификации семян.

Кривая показывает изменение влажности семян (%) (по материалам М. Г. Николаевой). Вторая семядоля зародыша не показана.

фикации (рис. 1) происходит новый подъем влажности семян (главным образом за счет увеличения оводненности эндосперма) и повышение интенсивности дыхания. В это время, как упомянуто, происходит раскрывание семян. Вскоре после этого оводненность вновь стабилизируется. Окончание периода холодной стратификации характеризуется третьим крутым подъемом содержания воды (рис. 1) и интенсивности дыхания. Процессы дыхания и набухания усиливаются еще более при прорастании семян. При длительном пребывании семян в тепле содержание воды после второго подъема уже не испытывает значительных изменений, а интенсивность дыхания постепенно снижается. Семена при этом из покоя не выходят.

Необходимое условие для осуществления процессов, совершающихся в период холодной стратификации — наличие роста зародыша. Интереснейшие эксперименты с воздействием на семена бересклета гиббереллина и гетероауксина (см. обзор Николаевой, 1962; Николаева и Юдин, 1963; Николаева и Далецкая, 1963; Далецкая, 1963, 1964а, 1964б) свидетельствуют о том, что ростовые процессы играют важнейшую роль во время этапа теплой стратификации семян.

Задача предпринятого исследования сводилась к тому, чтобы проследить морфологические изменения зародыша бересклета европейского в разные периоды стратификации и выяснить, когда и как начинается прорастание. Это позволило бы решить вопрос, что представляют собою ростовые процессы в период стратификации (которые обнаружены по приросту сухого веса): медленное прорастание или продолжение эмбрионального развития?

Избранный нами объект занимает важное место в исследованиях, ведущихся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР М. Г. Николаевой и ее сотрудниками. На предоставленном ею материале и выполнена настоящая работа. Выражаю М. Г. Николаевой благодарность за материал для исследований и постоянную консультацию. Приношу также благодарность В. Г. Грифу, любезно предоставившему мне часть использованных в работе образцов, зафиксированных им, но не исследованных.

Зародыши бересклета европейского извлекались из семени и фиксировались в смеси Навашина для последующего гистологического исследования. Пробы брались следующие: до окончания созревания (из семян, находящихся еще на материнском растении), на 5-й день намачивания в тепле, во время раскрывания семени в конце периода теплой стратификации, в конце периода холодной стратификации и, наконец, использовались проростки, достигшие 0.3, 0.5, 1 и 2 см длины. Кроме того, исследовались зародыши из семян, длительно содержавшиеся в тепле.

Благодаря большой изменчивости семян, собранных в местах естественного произрастания бересклета, число стадий развития зародыша фактически было значительно больше. Срезы изготовлялись 12 μ толщиной, окрашивались железным гематоксилином, большей частью с дополнительной окраской лихт-грюном. Небольшое количество препаратов окрашивалось по Фельгену с подкраской лихт-грюном.

Исследование показало, что созревание семян на материнском растении завершается формированием зародыша с хорошо развитыми семядолями и осевой частью. Точка роста побега еще не развита и представлена лишь 4—5 клетками на верхнем апикальном конце осевой части зародыша. Семядоли и вся ось зародыша, кроме верхней и нижней апикальных частей, заполнены запасными веществами. В таком же состоянии начинается подготовка к прорастанию в первые дни после намачивания семян.

Первое заметное изменение, происходящее во время намачивания, — это мобилизация запасных веществ в оси зародыша, в первую очередь в нижней ее части. По мере освобождения клеток от запасных веществ в них проявляются митозы. Вскоре начинается формирование точек роста корня и побега. На препаратах можно наблюдать постепенное увеличение объема и вытягивание конуса нарастания стебля, заложение двух первых листовых бугорков и развитие их до образования двух супротивно расположенных зачаточных листьев (табл. I, *а—г*). Дальше этого развитие точки роста стебля не идет до наступления прорастания. Строение корневого полюса зародыша также усложняется (табл. III, *а—г*). За теплый и холодный периоды стратификации семядоли увеличиваются в размере. Клетки их по-прежнему остаются заполненными запасными веществами.

В прокамбиальном тяже, идущем от семядолей, постепенно формируются сосуды и элементы флоэмы. В прокамбиальных тяжах, идущих от зачатков листьев, можно наблюдать только элементы будущей флоэмы. В течение стратификации семян бересклета в зародыше происходит постепенная дифференциация центрального цилиндра на протяжении приблизительно двух верхних третей длины осевой части. В нижней части, примыкающей к корневому полюсу, сохраняется состояние прокамбиальной меристемы. Исследование серийных поперечных срезов показало, что расположение образующихся элементов проводящей системы характеризует верхнюю часть оси как стеблевую: ксилемные группы располагаются на противоположных концах диаметра центрального цилиндра, проходящего в плоскости семядолей. Две флоэмные группы сопутствуют каждой из них, занимая противолежащее положение кнаружи от центра. По мере удаления от семядольного узла в центральном цилиндре возникает строение, представляющее собой переход от стеблевого типа оси к корневому: ксилема сохраняет свое положение, но обнаруживается тенденция к сближению флоэмных групп, принадлежащих различным семядольным следам, и к установлению чередующегося расположения ксилемы и флоэмы (рис. 2). Однако здесь этот переход далек от завершения. Для того чтобы опреде-

лить стеблевые или корневые потенции нижней части оси зародыша, в которой до прорастания проводящая система еще не дифференцируется, исследовались поперечные срезы оси после начала прорастания. Оказалось, что нижняя часть оси еще долго не приобретает типичного корневого строения. В ней нет характерных для корня элементов метаксилемы в центральной части центрального цилиндра, а флоэмные группы не чере-

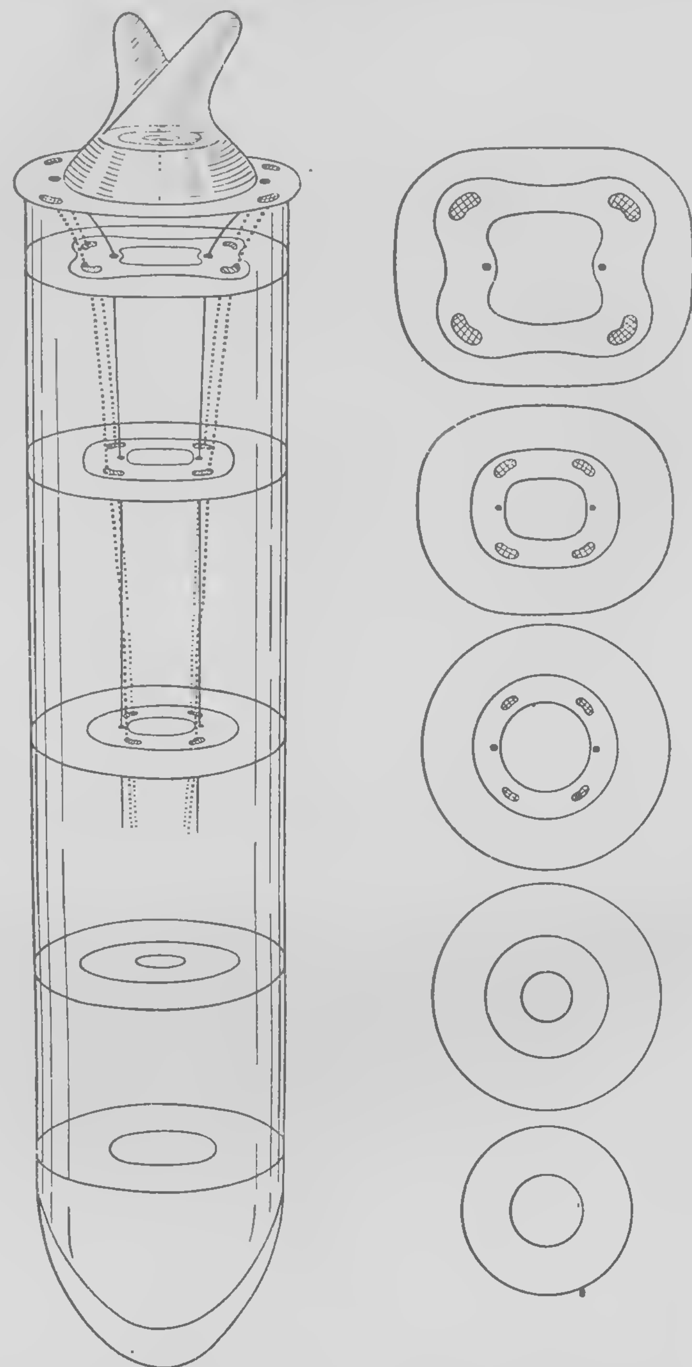


Рис. 2. Изменения в расположении ксилемы и флоэмы по длине гипокотиля зародыша бересклета европейского.

Черными точками и сплошной линией показана ксилема, *сетчатой штриховкой* и *пунктирной линией* — флоэма. Зародыш изображен с удаленными семядолями (подробнее в тексте).

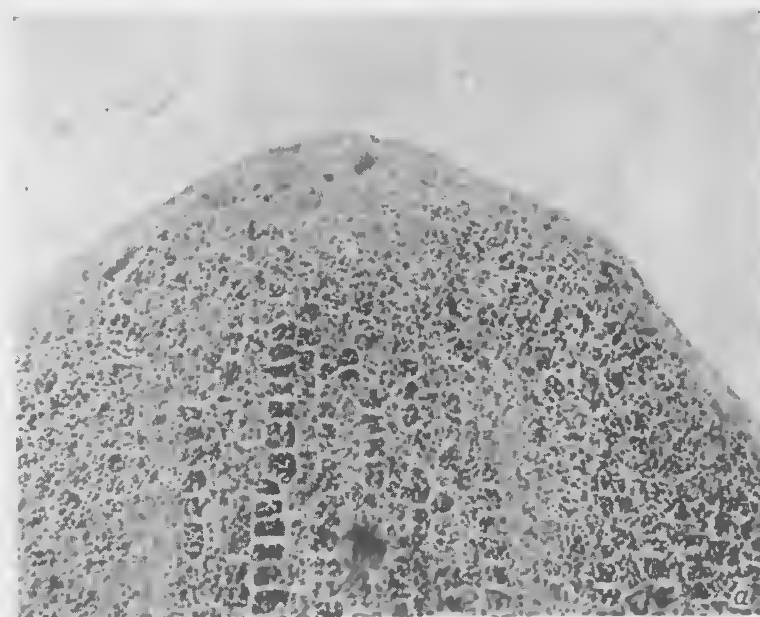




Таблица I.

Развитие точки роста побега в разные моменты стратификации семян: *а* — в первые дни после намачивания; *б* и *в* — в середине теплого периода (формирование первой пары листьев); *г* — точка роста с двумя молодыми листьями в самом конце холодной стратификации.

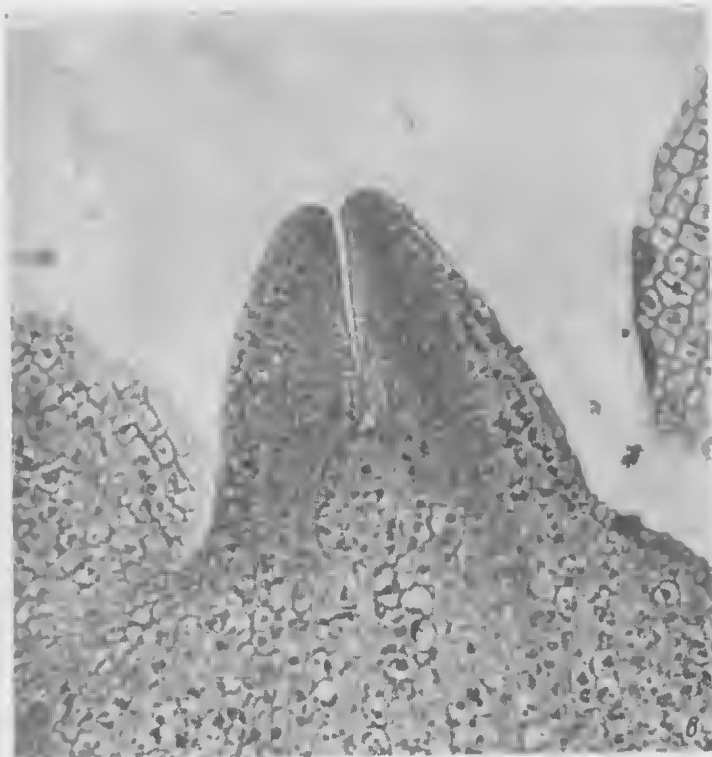




Таблица I (*продолжение*)

дуются с группами протоксилемы. Такая картина наблюдается и у проростков, достигших уже 2 см длины. Это указывает на то, что в зародыше бересклета европейского вся осевая часть является гипокотилем, оканчивающимся точкой роста корня.

У семян бересклета, помещенных в условия теплой стратификации, можно было довольно рано обнаружить деление клеток в зародыше. Это подтверждает вывод М. Г. Николаевой о том, что под влиянием теплой стратификации начинается рост зародыша.

Следует особо отметить, что клеточные оболочки в гипокотиле зародыша, сформировавшиеся еще в период созревания семян, остаются долго отличными от вновь образующихся клеточных перегородок (табл. II и IV). Различия клеточных оболочек хорошо видны без специальной подкраски. Применение лихт-грюна делает это различие особенно явственным. Вновь образовавшиеся клетки составляют группы, окруженные более ярко окрашенной, несколько растянувшейся старой оболочкой. Число таких групп в продольных рядах 50—55, что соответствует числу клеток до начала стратификации. Обнаружение этой интересной особенности развития бересклета имеет большое методическое значение. Это позволяет установить распределение и последовательность клеточных делений, происходящих во время стратификации, даже в тех случаях, когда не удается непосредственно наблюдать фигуры митозов. Благодаря этому нам удалось установить, что деления в течение обоих периодов стратификации происходят во всей осевой части зародыша, но не затрагивают нижнего полюса зародыша. Обращает на себя внимание различная интенсивность деления клеток в разных частях зародыша. Например, в нижней части оси за весь период стратификации на месте каждой исходной клетки успевает образовываться 3 поколения новых клеток, т. е. 8 (а иногда даже 10 или 11) клеток, иначе говоря, происходит не меньше 7 митозов или 3 серий клеточных делений; в верхней же части гипокотиля возникает не больше 2 поколений (происходят только 1—2 митоза). Общее число клеток в рядах превышает 200, но число групп равно числу исходных материнских клеток, т. е. 50—55. По интенсивности клеточных делений имеются различия и в поперечном направлении, т. е. в разных тканях (рис. 3).

При длительной теплой стратификации деления клеток постепенно прекращаются. Если же она продолжается долго, появляется деформация ядер и ряд признаков нарушения обмена веществ (скопление друз, капель в межклетниках, слабая окрашиваемость ядер и т. п.). Перемещение семян на холод при температуре 3—5° за 3—4 месяца приводит к исчезновению признаков угнетения. Клеточные ядра становятся округлыми, ядрышки и зерна хроматина начинают хорошо краситься, друзы растворяются, капли в межклетниках исчезают, наступает оживление митотической деятельности. Эти явления совпадают с крутым подъемом показателей оводненности и дыхания в конце холодной стратификации. Вскоре происходит интенсивное растяжение клеток нижней части гипокотиля, приводящее к «проклевыванию» его кончика сквозь покровы семени. Это существенно меняет характер роста. Появляется зона интенсивных клеточных делений вблизи апекса, за ней следует весьма большая зона растяжения. Однако в верхней части гипокотиля еще долго наблюдаются клеточные деления. Различия между старыми и новыми клеточными оболочками постепенно исчезают. Так начинается прорастание семян бересклета европейского.

Из изложенного явствует, что в зародыше зрелых семян бересклета европейского еще не сформирован зародышевый корень и всю осевую часть его следует определять как гипокотиль. Корень представлен в сущности только апикальной меристемой нижнего полюса зародыша, которая при прорастании сначала создает структуру гипокотиля. Лишь в дальнейшем ходе прорастания, по мере усиления деятельности гипокотиля как всасывающего органа, заменяющего корень на ранних этапах прорастания, создается и структура, соответствующая этой функции. Это

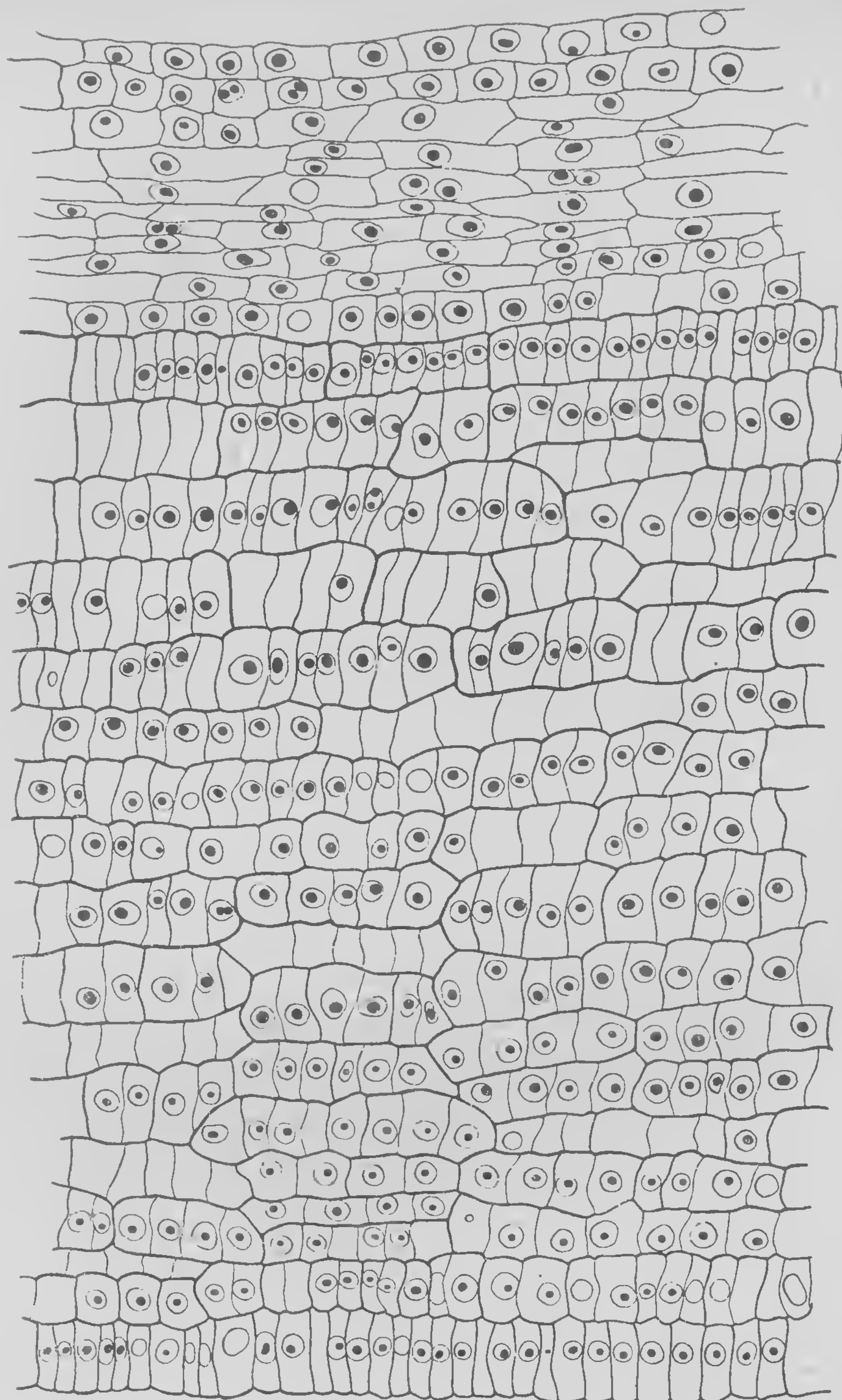


Рис. 3. Участок гипокотиля зародыша бересклета европейского в конце периода теплой стратификации семян; заметна различная интенсивность делений клеток в центральной (*справа*) и периферической (*слева*) частях.

может служить хорошей иллюстрацией значения функции в становлении строения корня. Пока зародыш развивается внутри семени, в нем еще нет части, имеющей функцию всасывания. В соответствии с этим, нет и специализированной для этой цели структуры. После прорастания начинается и постепенно усиливается всасывание. Одновременно с этим меристематическая часть центрального цилиндра претерпевает именно такую дифференцировку, которая оказывается специализированной для функции поглощения. Этот факт свидетельствует также в пользу трактовки корня как наилучшего исторически сложившегося приспособления осевой структуры к выполнению функции всасывания (Данилова, 1963). Широко распространенный взгляд на корень, как на консервативную структуру со следами древнего строения стелы, вряд ли может объяснить постепенное становление его структуры в онтогенезе.

При исследовании зародыша, начавшего расти после намачивания в тепле, мы встретились с объединением клеток, связанных своим происхождением, в ясно очерченные комплексы или сегменты. Аналогичные наблюдения описывались в литературе (Němec, 1966; Wagner, 1938; Guttenberg, 1948; Kadej, 1963; Kupila u. Gifford, 1963) и были использованы в качестве морфологического контроля при экспериментальном изучении растущего корня. М. С. Навашин и Л. М. Макушенко (1956) наблюдали сходное явление при образовании придаточных почек на декапитированном гипокотиле льна. В этом случае оказалось возможным применить понятие «дробление». Этим термином принято называть ряд последовательных делений клетки без роста дочерних клеток. В названной работе описано деление узкой и длинной эпидермальной клетки перегородками, перпендикулярными длинной оси, до тех пор, пока новые клетки не приобретали изодиаметрическую форму. Характеристику дробления дает также Синнот (1963). Но несмотря на кажущееся сходство, образование клеточных комплексов в зародыше бересклета европейского нельзя назвать дроблением, так как дочерние клетки все же растут, хотя и ограниченно. Сравнение рисунков *а*, *б* и *в* табл. IV показывает, что размеры комплексов новых клеток превышают размеры материнских клеток; комплексы удлиняются с увеличением числа составляющих их элементов, но каждая из дочерних клеток не достигает величины, свойственной исходной клетке. Комплексы в нашем случае образуются в результате процесса, промежуточного между дроблением и нормальным делением. Своим видом они обязаны ограниченному росту вновь образующихся клеток и различием между старыми и новыми клеточными оболочками.

Исследования Немеца (1930, по изложению Вагнера, 1938), Вагнера (Wagner, 1938), Гуттенберга (Guttenberg, 1947), Немеца (Němec, 1966), а также Сахса и др. (Sachs и др. 1959) и Готре (Gautheret, 1963) показали, с одной стороны, что рост органа состоит из отдельных этапов (гистогенной деятельности меристемы, последующего деления ее производных, что иногда выражается в образовании групп дочерних клеток, и, наконец, растяжения клеток); с другой стороны, — что эти этапы достаточно автономны и могут быть экспериментально разделены. На нашем объекте мы встретились с естественным разъединением этих этапов во времени. Продольные ряды клеток сформированы зародышевой меристемой в конце развития зародыша на материнском растении до перехода его в состояние покоя. При возобновлении ростовых процессов во время стратификации имеется налицо только второй этап роста — деление клеток в рядах, которое затем тоже прекращается. Первым показателем завершенности всей стратификации служит начало третьего этапа — растяжения клеток при отсутствии двух других. Названные этапы непосредственно следуют друг за другом только при росте после прорастания.

Чтобы подойти к решению основного вопроса, поставленного в начале статьи, необходимо составить себе ясное представление о том, что следует считать началом прорастания. Можно ли принимать за его начало появление первых признаков роста в зародыше, независимо от того, в какой его части он локализуется? Еще недавно этот вопрос казался простым. Обычно

началом прорастания считался выход кончика корня из покровов семени, в результате роста корня. Этот критерий был достаточно удовлетворительным, пока имели дело с целыми семенами. Однако экспериментальное изучение процесса прорастания, использование метода культуры изолированных зародышей на искусственных средах и попытка физиологической трактовки явления прорастания сделали этот вопрос дискуссионным.

В 1924 г. Дитрих (Dietrich, 1924) определил прорастание как рост корня. Рийвен (Rijven, 1952) придал большое значение растяжению клеток в нижней части гипокотиля. Понятие «прорастание» обсуждается в интереснейших работах Веркмейстера (Werckmeister, 1962) и Икума (Ikuma, 1964). Вслед за ним приходится признать, что старые определения правильно характеризуют явление прорастания с морфологической стороны.[1] Предшествующая прорастанию физиологическая перестройка еще не настолько ясна, чтобы уже можно было отразить ее в определении этого процесса. Следующая за прорастанием физиологическая перестройка подсказывает определение сущности прорастания — как перехода зачатка растения к самостоятельному, автотрофному образу жизни. Но, к сожалению, такое определение недостаточно, так как не освещает механизмов этого процесса.

Каким путем осуществляется прорастание? Относительно этого мнения различных авторов расходятся. Большинство считает, что прорастание начинается с растяжения клеток или, как настаивает В. А. Гуляев (1958), с увеличения их объема; лишь после выхода кончика корня наружу появляются митозы. Так происходит прорастание кукурузы, конских бобов, табака и других растений (Toole, 1924; Toole a. al., 1956), конских бобов (Wolff, 1954), зерновых озимых злаков (Гриф, 1956), пшеницы (Гуляев, 1958), салата, пшеницы, ячменя и конских бобов (Haber, Luipold, 1960), лука (Benbadis, 1963). Вместе с тем имеются наблюдения, свидетельствующие о том, что появление митозов предшествует прорастанию у сосны (Goo, 1952) и у вишни (Pollock a. Olney, 1959). По некоторым данным, то и другое происходит одновременно у салата (Evenari и др., 1957).

Цитологическое исследование зародыша бересклета европейского во время стратификации и последующего прорастания семян показало, что клеточные деления происходят в зародыше уже в период стратификации, т. е. задолго до прорастания. Начало прорастания характеризуется быстрым растяжением клеток в нижней части гипокотиля, продвижением его кончика сквозь покровы семени и появлением зоны активной митотической деятельности на некотором расстоянии от точки роста корня.

Именно этот момент, по-видимому, соответствует «второй активной фазе роста» при прорастании семян салата, описанной Икума (Ikuma, 1964). За счет этой зоны в дальнейшем и осуществляется рост сначала гипокотиля, а затем и корня. Что же представляют собой те морфологические изменения, которые мы можем наблюдать в зародыше во время прохождения стратификации?

Образование зачаточных листьев и начало формирования элементов проводящей системы не являются специфическими признаками готовности к прорастанию. В тоже время они не являются обязательными для всех растений критериями для оценки меры развитости зародыша в семени. Имеется много примеров, когда каждый из этих процессов может происходить как при формировании зародыша в семени, так и в процессе прорастания. Распределение клеточных делений по всей длине гипокотиля и одновременное увеличение семядолей убеждает в том, что зародыш до момента прорастания рос всей своей осевой частью и семядолями. Считается, что такой рост является типичным зародышевым ростом. Автору не известны цитологические доказательства этого характера роста для поздних этапов эмбриогенеза, но в ряде физиологических исследований

[1] Случаи прорастания не корешком, а побегом — протофилия (Овеснов, 1965) — составляют исключение.





Таблица II.

Участок гипокотиля зародыша бересклета европейского: *а* — в середине периода теплой стратификации, образовались комплексы из 3—4 клеток, свидетельствующие о двух или трех клеточных делениях; *б* — в конце периода теплой стратификации, клеточные комплексы состоят из 7—8 клеток.

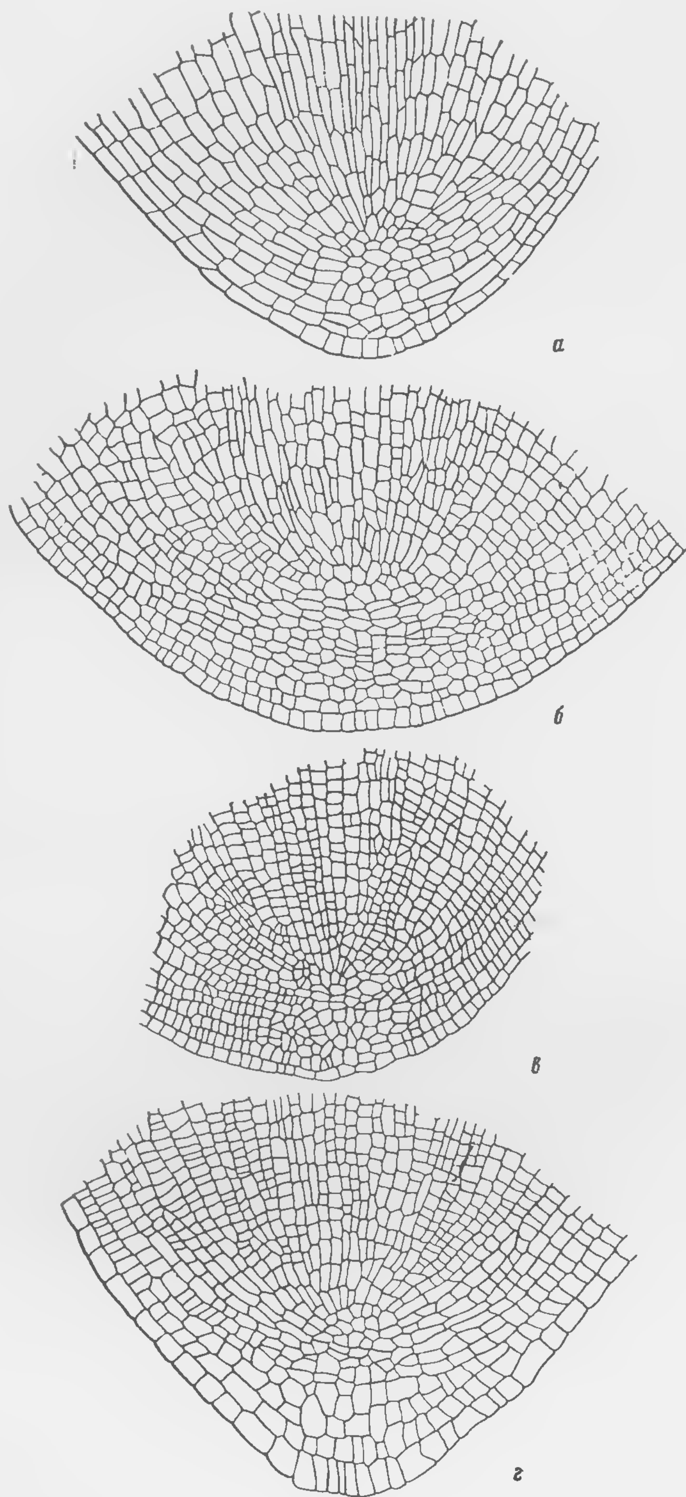
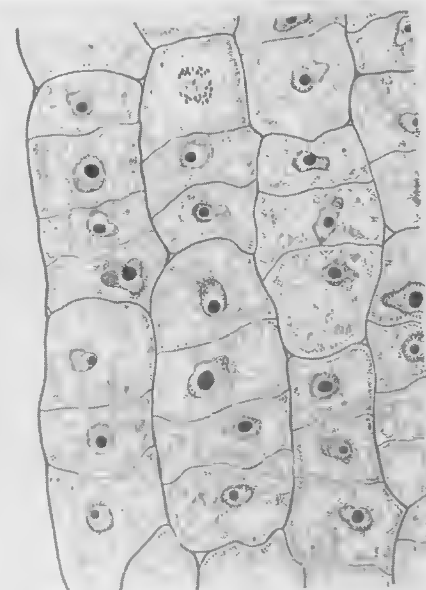


Таблица III.

а—г — последовательные этапы формирования точки роста корня от первых дней намачивания (*а*) до окончания холодной стратификации (*г*).





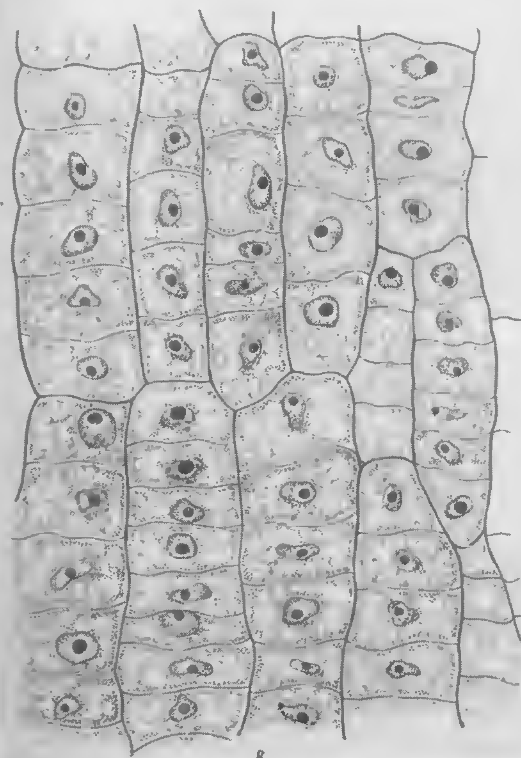


Таблица IV.

а — участок гипокотиля зародыша бересклета европейского в начале теплой стратификации; клетки содержат запасные вещества; *б* и *в* — участки гипокотиля в середине и в конце периода теплой стратификации. В результате делений клеток образуются клеточные комплексы, заметные благодаря различию между старыми и новыми оболочками.

была установлена линейная зависимость величины прироста от исходной длины зародыша (Rijven, 1956; Veen, 1963; Raghavan, Torrey, 1963). Эта зависимость расценивается авторами как несомненное доказательство того, что рост не приурочен к определенным участкам тела зародыша, но происходит за счет деления всех его клеток. Описанная здесь гистологическая картина роста зародыша бересклета может служить подтверждением выводов, сделанных на основе упомянутых исследований. Вместе с тем нельзя не обратить внимания на то, что наряду с нелокализованным удлинением зародыша происходит развитие эпикотиля и начинается органообразовательная деятельность точки роста побега, завершающаяся формированием первой пары зачаточных листочков.

Совершенно очевидно, однако, что ростовые процессы в осевой части зародыша не связаны с деятельностью конуса нарастания: деления начинаются прежде всего в гипокотиле и достаточно далеко от апекса. Рост гипокотиля больше походит на интеркалярный. Это наблюдение вполне согласуется с тем, что обнаружено Саксом, Бретцем и Лангом (Sachs и др., 1959) в опытах с *Samolus* и *Hyosiamus*, а также Саксом, Лангом и др. (Sachs и др., 1960), Негби, Балдевым и Лангом (Negbi и др., 1964) и Жакмар (Jacqmard, 1964) на других объектах. Ими установлено, что первоначальное удлинение стебля происходит преимущественно за счет митотической активности в достаточно обширной зоне, расположенной под апексом, и что митотическая деятельность в апикальной и субапикальной зонах может контролироваться раздельно. Воздействием гиббереллина удавалось вызвать активные клеточные деления только в субапикальной части побега тех растений, у которых в норме делений здесь нет (розеточные растения и двулетние до периода стрелкования). Удавалось значительно усилить эту активность там, где она имеется (хризантема, рудбекия). Характерно, что при индуцировании таким способом деления клеток новые клеточные стенки образуются преимущественно в направлении, перпендикулярном оси побега (приблизительно в 80% делящихся клеток). В связи с этим вполне вероятно, что и при росте зародыша в период теплой стратификации семян, участвуют естественные гиббереллины. В пользу этого говорит не только сходство картин роста, но также и тот факт, что в опытах Сакса, Бретца и Ланга совершенно аналогичное действие оказывал экстракт из эндосперма *Echinocystis*. В то же время сравнение рисунков табл. II свидетельствует о том, что клетки гипокотиля зародыша, образовавшиеся до теплой стратификации, обладали нормальной способностью восстанавливать свой объем после деления (они не имеют характерной таблитчатой формы). Поллок и Иенсен (Pollock a. Jensen, 1964) также отмечают нормальное разрастание клеток при преобладании делений перпендикулярно длинной оси у формирующихся зародышей *Gossypium* и *Capsella*. Это позволяет предполагать, что физиология роста зародыша бересклета на материнском растении отличается от физиологии его роста во время стратификации семян.

Показано, что воздействие гиббереллина может заменить теплую стратификацию семян бересклета (Николаева, 1962; Николаева и Юдин, 1963, 1964). И. В. Грушвицкий (1965) обнаружил, что гиббереллин стимулирует рост зародыша в семенах женьшеня, сокращая необходимый срок теплой стратификации. Можно думать, что содержание семян на холоде препятствует действию естественных гиббереллинов, а намачивание в растворе гиббереллина восполняет его недостаток. Возможность замены периода теплой стратификации воздействием гибберелина говорит в пользу того, что своеобразный характер роста зародыша в этот период связан с гиббереллиноподобными веществами. Об этом же свидетельствует стимуляция гиббереллином роста изолированных зародышей бересклета (Николаева, 1962). Результаты сравнительного цитологического исследования, которое в настоящее время проводится, позволяет судить об этом более определенно.

Основные результаты нашего исследования можно сформулировать следующим образом: 1) подтвердилось, что период теплой стратификации

семян бересклета европейского характеризуется началом роста зародыша и деятельности точки роста побега; 2) рост осевой части зародыша во время стратификации нелокализован, он происходит за счет делений клеток перегородками, преимущественно перпендикулярными длинной оси, при слабом росте вновь образующихся клеток; 3) рост зародыша во время стратификации семян нельзя рассматривать как начало прорастания, так как при этом отсутствуют главные атрибуты прорастания — активность точки роста корня и образование зоны растяжения; поэтому наблюдаемые признаки роста свидетельствуют скорее о продолжении эмбрионального развития, подобно доразвитию зародыша тех растений, у которых не дифференцирован или слабо развит зародыш в зрелых семенах (Грушвицкий, 1961); незавершенностью развития зародыша при созревании семян на материнском растении можно объяснить необходимость периода теплой стратификации для преодоления глубокого покоя семян этого вида бересклета, однако физиология роста зародыша в этом случае, по-видимому, несколько иная, чем при развитии на растении; прорастание семян начинается лишь в конце периода холодной стратификации; 4) сходство роста гипокотиля зародыша бересклета с ростом субапикальной части стебля розеточных растений под воздействием гиббереллина (опыты Сакса и других), а также возможность замены или сокращения периода теплой стратификации намачиванием семян в гиббереллине (опыты Николаевой, Юдина и Грушвицкого) позволяют предполагать участие естественных гиббереллинов в стимуляции роста зародыша во время теплой стратификации семян.

ЛИТЕРАТУРА

Гриф В. Г. (1956). О возможности деления клеток у растений при отрицательных температурах. ДАН СССР, 108, 4. — Грушвицкий И. В. (1961). Роль недоразвития зародыша в эволюции покрытосеменных растений.— Грушвицкий И. В. (1965). Влияние гиббереллина на прорастание семян и развитие ювенильных растений женьшеня. Изв. АН СССР, сер. биолог., 3. — Гуляев В. А. (1958). Некоторые данные о развитии верхушечной меристемы пшеницы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц, в сб. 1, Пушкинск. лаб., 33, 1. — Далецкая Т. В. (1963). О возможных причинах физиологической карликовости зародышей. Бот. журн., 9. — Далецкая Т. В. (1964а). Изучение роли α-индолилуксусной кислоты в покое семян. Автореф. диссерт. БИН, Л. — Далецкая Т. В. (1964б). К вопросу о роли α-индолилуксусной кислоты в покое семян. ДАН СССР, 156, 3. — Данилова М. Ф. (1963). О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. Бот. журн., 9. — Навашин М. С. и Л. М. Макушенок. (1956). О начальных фазах регенерации в связи с вопросом о генезисе клетки. В сб.: Пробл. совр. эмбриологии. — Николаева М. Г. (1956). Водный режим семян бересклета в связи со стратификацией и прорастанием. Тр. БИНа, сер. IV, 11. — Николаева М. Г. (1958). Физиология прорастания семян бересклета. В сб.: Состояние и перспективы изучения растит. ресурсов СССР. — Николаева М. Г. (1959). Биология прорастания семян бересклета. Тр. БИНа, сер. IV, 13. — Николаева М. Г. (1962). Роль гиббереллина в нарушении покоя семян. Бот. журн., 12. — Николаева М. Г. и Т. В. Далецкая. (1963). Изучение физиологически активных веществ покоящихся семян. Тр. БИНа, сер. IV, 16. — Николаева М. Г. и В. Г. Юдин. (1963). Действие гиббереллина на прорастание семян древесных растений. ДАН СССР, 150, 3. — Николаева М. Г. и В. Г. Юдин (1964). Методы ускорения предпосевной подготовки семян древесных растений. Тр. БИНа, сер. IV, 17. — Овеснов А. М. (1965). Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Автореф. диссерт. Пермь. — Синнот З. (1963). Морфогенез растений. — Benbadis M. C. (1963). Modalités de reprise de l'activité mitotique dans la méristème radiculaire de l'*Allium sativum* L. après traitement modéré par la trièthylene-melanine: remarques sur l'activité des cellules «initiales» de la racine. Compt. Rend. Seance Acad. Sci., 256, 19. — Dietrich K. (1924). Über Kultur von Embryonen ausserhalb des Samens. Flora, 117 : 379—417. — Evenari M., S. Klein, H. Achori, N. Feinbrun. (1957). The beginning of cell division and cell elongation in germinating lattuce seed. Bull. Res. Counc. Israel Sect. D (Bot.) 60, 1. — Gautheret R. (1963). Sur la determinisme de la proliferation des cellules vegetales cultivées in vitro: remarques sur l'interaction auxine-cinétine. Compt. Rend. Seance de l'Acad. Sci., 256, 10. — Goo M. (1952). When cell division begins in the germinating seeds of *Pinus thunbergii* Parl. J. Japan. Forestry Soc., 34, 1. — Guttenberg H. (1948). Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. Planta 35, 3—4. — Haber A. H., H. I. Luipold. (1960). Separation of mechanisms initiating cell division and cell elongation in lattuce seed germination. Plant Physiol., 35, 2. — Ikuma H. (1964). The effect of temperature on the germination and radicle growth of photosensitive elluce seed. Plant a. Cell Physiol., 5, 4. — Jacqmard A. (1964). Action comparée de la photopériode et de l'ácide gibbérellique sur le mèristéme caulinaire de *Rudbeckia bicolor* Nutt. Bull. cl. Sci. Acad. Roy. Belg., Ser. 5, 50, 2. — Kadej F. (1963). Interpretation of the pattern of the cell arrangement in root apical meristem of *Cyperus gracilis* L. var. *alterniolius*. Acta Soc. Bot. Polon., 32, 2. — Kupila S. a. E. M. Gifford. (1963). Shoot apex of *Pseudolarix amabilis*. Bot. Gaz., 124, 4. — Negbi M., B. Baldev, A. Lang. (1964). Studies on the orientation of the mitotic spindle in the shoot of *Hyoscyamus niger* and other rosette plants. Israel J. Bot., 13, 2—4. — Němec B. (1966). Der Frequenz der Zellteilungen in der Wurzelspitze von *Phaseolus vulgaris nanus*. Biologia plantarum. 8, 1. — Pollock E. G., W. A. Jensen. (1964). Cell development during early embryogenesis in *Capsella* and *Gossypium*. Amer. J. Bot., 51, 9. — Pollock B. M. a. H. O. Olney. (1959). Studies of the rest period. I. Growth, translocation and respiratory changes in the embryonic organs of the after-ripening cherry seed. Plant Physiol. 34, 2 (цит. по Haber a. Luipold, 1960). — Raghavan V., J. G. Torrey. (1963). Growth and morphogenesis of globular and older embryos of *Capsella* in culture. Amer. J. Bot.. 50, 6, part 1. — Rijven A. H. G. C. (1952). In vitro studies on the embryo of *Capsella bursa-pastoris*. Acta Bot. Neerl. 1, 2. — Rijven A. H. G. C. (1956). Glutamine and asparagine as nitrogen sources for the growth of plant embryos in vitro. A comparative study. Austr. J. Biol., Sci., 9, 4. — Sachs R. M., C. F. Bretz, A. Lang. (1959). Shoot histogenesis: the early effects of gibberellin upon stem elongation in two rosette plants. Amer. J. Bot., 46, 5. — Sachs R. M., A. Lang, C. F. Bretz, J. Roach. (1960). Shoot histogenesis: subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and Amo. 1618. Amer. J. Bot., 47, 4. — Toole E. H. (1924). The transformations and course of development of germinating maize. Amer. J. Bot., 11. — Toole E. H., S-B. Hendricks, H. A. Borthwick a. V. K. Toole. (1956). Physiology of seed germination. Ann. Rev. Plant. Physiol., 7. — Veen H. (1963). The effect of varions growth-regulators on embryos of *Capsella bursa-pastoris*. Acta Neerl., 12 (2). — Wagner N. (1938). Wachstum und Teilung der Meristemzellen in Wurzelspitzen. Planta, 27, 4. — Werckmeister P. (1962). Über embryonales Wachstum ausserhalb des Samens, Keimung und Keimverzug Untersuchungen an Bastardsamen und Embryonen der Gattung *Iris* L. Biol. Zbl., 81, 6. — Wolff S. (1954). Some aspects of the chemical protection against radiation damage to *Vicia faba* chromosomes. Genetics, 39.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE DEVELOPMENT OF EMBRYO IN *EUONYMUS EUROPAEA* L. AT THE TIME OF STRATIFICATION OF SEEDS

By M. M. Lodkina

SUMMARY

At the time of warm stratification of seeds of *Euonymus europaea* L. there begin the development of the stem growing-point and the characteristic growth of hypocotyl; the cells of the latter divide along all its length, mostly perpendicularly to the long axis; the newly-formed cells are characterized by a very limited growth. The typical signs of germination appear only at the end of the cold period of stratification. Such a growth of the embryo might be regarded rather as the continuation of the embryonic development that has not been completed on the maternal plant; this may account for the indispensability of the period of warm stratification for breaking the deep dormancy of the seeds of *E. europaea*. There are some reasons to suppose that in the course of this development the physiology of the embryonic growth is somewhat different from that of during the time of seed ripening on the mother plant.

УДК 582.28 : 622.4 : 581.526.533 (471.1) (571.1)

Б. П. Васильков

КСИЛОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ И ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ

С 1 рисунком

(Получено 23 IX 1965)

B. P. VASSILKOV. XYLOPHILOUS FUNGI OF THE EAST-EUROPEAN AND WEST-SIBERIAN FOREST-TUNDRA

В июле—августе 1961 и 1962 гг. мною были выполнены эколого-флористические исследования грибов (макромицетов) лесотундры. В 1961 г. работа проводилась на северо-востоке европейской части СССР (Лесотундровый стационар Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в районе ст. Сивая Маска, в 120 км южнее г. Воркута), а в 1962 г. — на северо-западе Сибири (окрестности пос. Лобытнанги и г. Салехард) с небольшими заездами на Полярный Урал (долина р. Собь).

Исследовались как напочвенные, так и ксилофильные грибы, растущие на древесине — на живых и мертвых деревьях, на кустах и на их древесных остатках.[1] В данной статье я остановлюсь только на последних, напочвенным же грибам — надеюсь посвятить отдельную работу.

Хотя ксилофильные грибы лесной полосы СССР в настоящее время изучены еще недостаточно, но в некоторых отношениях о них все же имеются значительные сведения; лесотундровые же грибы остались почти не изученными и данные о них очень скудны.

В нашей отечественной микологической литературе до сих пор имелись лишь два маленьких флористических списка видов ксилофильных грибов, собранных в высоких широтах. Один список И. Г. Борщова (1856), где среди 16 видов грибов вообще, собранных в «Арктической» Сибири (по р. Боганиде, на Таймырском полуострове, 71 $^1/_4$° с. ш.), отмечено 4 вида ксилофилов;[2] из них три в настоящее время даже трудно идентифицировать. Другой список А. С. Бондарцева (1916), в котором отмечено 11 видов трутовиковых грибов, собранных на Полярном Урале, в непосредственной близости к нашему району исследований, но не только в лесотундре, а и южнее, в настоящих лесах, как о том можно судить по отметкам местонахождений отдельных видов.[3]

В иностранной литературе имеется тоже очень немного работ, посвященных этому вопросу: Ланге (Lange, 1957), Эриксон (Eriksson, 1958) Каллио и Канкайнен (Kallio, Kainkainen, 1964). В этих работах грибам-ксилофилам тоже уделено мало внимания (Lange) или они посвящены в основном уже видам северных лесов, а не лесотундры.

[1] В литературе такие грибы иногда называются «лигнофильными» (Васильева, 1959 : 387—398), но лучше применять термин «ксилофильные», поскольку в этом случае обе части слова заимствуются из греческого языка, в первом же случае одна часть слова взята из латинского языка, а другая — из греческого.

[2] *Lentinus lepideus* Fr., *Daedalea boganidensis* Borscz., *Thelephora isabellina* Fr.? (вопросительный знак у Борщова) *Tremella intumescens* Engl. bot.

[3] К собранным в лесотундре грибам относятся 7 следующих видов: *Fomes fomentarius* (L.) Fr. (на погребенных березах в торфянике), *Fomes igniarius* (L.) Fr., *Polystictus radiatus* (Sow.) Fr., *P. velutinus* Fr., *Trametes suaveolens* (L.) Fr., *Daedalea unicolor* (Bull.) Fr., *Lenzites betulina* (L.) Fr. (сохранена номенклатура подлинника).

Из-за общего недостатка флористических данных сведения о ксилофильных грибах лесотундры нашли слабое отображение и в таких широких по охвату территории СССР трудах, как работы А. С. Бондарцева (1953), Т. Л. Николаевой (1961) и Д. В. Соколова (1964). Между тем эти грибы представляют очень большой интерес для ботаников, лесоводов и биологов вообще, поскольку в лесотундре они находятся на северном пределе своего распространения.

Растительный покров исследованных мною участков представлен редколесьями и тундрами (см. рисунок), а в поймах протекающих рек (Обь, Уса, Собь, рч. Маска-Шор) — ивняками.



Участок лесотундры в окрестностях ст. Сивая Маска Печорской ж. д. (Фото Б. А. Томилина).

В нескольких пунктах: на левом возвышенном берегу рч. Маска-Шор близ ст. Сивая Маска (европейская часть СССР), на южном склоне долины р. Собь у ст. Красный камень (Полярный Урал) и на левом склоне долины р. Обь у пос. Лобытнанги обычные в этих местностях редколесья несколько сгущаются и переходят уже в небольшие участки северотаежных лесов.

Основными древесными и кустарниковыми породами этих лесов и редколесий являются: ель *Picea obovata* Ledeb., лиственница *Larix sibirica* Ledeb., березы *Betula tortuosa* Ledeb. и *B. pubescens* Ehrh.; по склонам оврагов и долин — ольховник *Alnaster fruticosus* (Rupr.) Ledeb., в поймах рек — древовидная ива *Salix dasyclados* Wimm., почти всюду, включая и тундру, — ряд видов кустарниковых ив и карликовая береза *Betula nana* L. При этом ель очень обильно произрастает в европейской части исследованного района и реже в сибирской, а лиственница, наоборот, обильна в сибирской и исключительно редка в европейской части; березы же, ивы, ольховник, в соответствующих условиях местообитания, обильны и там и здесь.

Все отмеченные древесные и кустарниковые породы являются здесь растениями-хозяевами для ксилофильных грибов, которым и посвящена данная статья.

Древесный ярус в редколесьях колеблется по составу от чисто елового или лиственничного до чисто березового, а в поймах — ивнякового, но чаще всего бывает смешанным, причем на плакоре обычно с преобладанием березы.

Высота древостоя ели и лиственницы, как правило, не более 10 м, а березы — 8 м. Сомкнутость крон 0.1—0.3.

Травяно-кустарничковый и кустарниковый ярусы редколесий обычно мозаичного строения и состоят, с одной стороны, из видов, характерных для северных таежных лесов — черники, брусники, плаунов, хвоща лесного, а с другой, представлены видами, более характерными уже для тундр — березой карликовой, различными видами кустарниковых ив, водяникой, голубикой и др.

Напочвенный мохово-лишайниковый покров, обычно тоже мозаичный, сложен лесными и тундровыми видами из родов: *Polytrichum*, *Pleurozium*, *Sphagnum*, *Peltigera*, *Nephroma*, *Cladonia*, *Stereocaulon* и др.

На открытых тундровых пространствах, лишенных древостоя, обильно произрастают карликовая береза, кустарниковые ивы и другие растения, отмеченные выше для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового покровов редколесий.

Вообще, на основании видового состава растений, можно было бы сказать, что редколесья здесь, собственно, и представляют настоящую лесотундру, про которую нельзя сказать, к чему она ближе — к лесу или к тундре. Что же касается участков настоящих тундр, то таких затруднений с их разграничением не существует, их легко отличить с первого же взгляда.

Бонитет древесных пород, находящихся здесь на пределе своего распространения, очень низок, фаутность же, наоборот, очень высокая, или проще сказать, почти все взрослые деревья в той или иной степени гнилые, поражены трутовиковыми грибами. При этом любопытно, что в сравнительно лучших условиях местообитания — в редколесьях и в небольших участках, приближающихся к северным лесам, — они поражены сильнее, чем единичные мелкие деревца, заходящие в равнинную или высокогорную тундру. Что же касается кустарниковых пород, таких как береза карликовая, виды тундровых ив, то они, на удивление, все очень здоровы, редко поражаются грибами вообще и особенно трутовиковыми.[1]

К каким же систематическим группам относятся ксилофильные грибы, произрастающие в лесотундре? — В очень небольшом количестве они относятся к классу сумчатых, порядку *Sphaeriales*, в подавляющем же большинстве — к классу базидиальных, к порядкам *Tremellales*, *Aphyllopharales* и *Agaricales*, самые же «злостные» — к трутовиковым грибам семейства *Polyporaceae* s. lat. порядка *Aphyllophorales*; встречаемость, обилие и вред, причиняемый грибами других систематических групп, по сравнению с трутовиковыми, совершенно ничтожны.

Ниже приводится перечень видов грибов, собранных на древесных породах: на живых деревьях, на мертвых и на их древесных остатках в исследованных районах.

Ель

На живых деревьях: *Phellinus pini* (Fr.) Ames f. *abietis* (Karst.) Vassilk.[2] — На мертвых: *Dacrymyces palmatus* (Schw.) Bres., *Stereum bicolor* (Fr.) Fr., *S. sulcatum* Burt, *Coriolellus squalens* (Karst.) Bond. et Sing., *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst., *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) Karst., *Hirschioporus abietinus* (Fr.) Donk, *H. fusco-violaceus* (Fr.) Donk, *Phellinus pini* (Fr.) Ames f. *abietis* (Karst.) Vassilk.

Основной вредитель ели — *Phellinus pini* f. *abietis*, причем на живых деревьях плодовые тела его встречаются довольно редко, на валежных — чаще и иногда в большом количестве экземпляров.

Лиственница

На живых деревьях: *Phellinus pini* (Fr.) Ames f. *laricis* (Pil.) Vassilk.,[1] *Polypilus osseus* (Kalchbr.) Parm. На мертвых: *Stereum sanguinolentum* Fr., *Fomitopsis officinalis* (Fr.) Bond. et Sing.,[2] *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) Karst., *Hirschioporus fusco-violaceus* (Fr.) Donk, *Phellinus nigrolimitatus* (Rom.) Bourd. et Galz., *Polypilus osseus* (Kalchbr.) Parm.

Основным вредителем лиственницы является, по-видимому, *Phellinus pini* f. *laricis*; несмотря, однако, на большой процент пораженности этой древесной породы, плодовые тела гриба встречаются очень редко. Возможно, что рост этого гриба, а следовательно и гниль дерева идет очень медленно, поскольку плодовые тела встречались только на очень старых лиственницах.

Береза

На живых деревьях: *Cerrena unicolor* (Fr.) Murr., *Daedaleopsis confragosa* (Fr.) Schroet. f. *rubescens* (Fr.) Donk, *Inonotus obliquus* (Fr.) Pil. (стерильные наплывы), *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel., *Armillaria mellea* (Fr.) Kumm., *Pholiota destruens* (Brond.) Gill., *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. — На мертвых: *Daldinia concentrica* (Fr.) Ces. et de N., *Exidia repanda* Fr., *Radulum bombicinum* (Fr.) Nikol., *R. cumulodentatum* Nikol., *Bjerkandera adusta* (Fr.) Karst., *Cerrena unicolor* (Fr.) Murr., *Coriolus zonatus* (Fr.) Quel., *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill., *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) Karst., *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres., *Inonotus obliquus* (Fr.) Pil. (плодовые тела и стерильные наплывы), *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel., *Ph. punctatus* (Fr.) Pil., *Picnoporus cinnabarinus* (Fr.) Karst., *Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst., *Polyporus subarcularius* (Donk) Bond., *Tyromyces lacteus* (Fr.) Murr., *Armillaria mellea* (Fr.) Kumm., *Lentinellus tridentinus* (Sacc. et Syd.) Sing., *Pholiota destruens* (Brond.) Gill., *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm., *Pluteus cervinus* (Fr.) Kumm., *P. petasatus* (Fr.) Gill. sensu J. Lange, *Tricholomopsis decora* (Fr.) Sing.

Основными видами вредителей березы, которые обусловливают гибель и разрушение ее здесь, являются *Phellinus igniarius* и *Inonotus obliquus*. При этом ни разу не отмечалось, чтобы тот и другой гриб росли на одном и том же дереве вместе, одновременно.

Ольховник

На живых деревьях: *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel., *Inonotus radiatus* (Fr.) Karst. — На мертвых: *Tremella mesenterica* Fr., *Peniophora aurantiaca* (Bres.) Bres., *P. velutina* (Pers.) Cooke, *Radulum quercinum* Fr., *Plicatura nivea* (Fr.) Karst., *Inonotus radiatus* (Fr.) Karst., *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel., *Mycena polygramma* (Fr.) Quel. sensu J. Lange, *Tectella patellaris* (Fr.) Murr.

На мертвом ольховнике часто встречается трутовиковый гриб *Inonotus radiatus*. Кроме того, на мертвых стволах и ветвях этой породы, по-

---

[1] Степень поражения определялась визуально по плодовым телам грибов и частично по гнили на срубах. Точного учета фаутности в процентном отношении с закладкой пробных площадей, не производилось.

[2] **Phellinus pini** (Fr.) Ames f. **abietis** (Karst.) Vassilk. st. n. (Basinymum — *Fomes abietis* Karst. Bidr. finl. nat. folk, 37, 1882 : 242; *Phellinus pini* var. *abietis* Pil. Polyp., 1936—1942; 520).

[1] **Phellinus pini** (Fr.) Ames f. **laricis** (Pil.) Vassilk. comb. n. — Basinymum: *Xantochrous* pini (Fr.) Pat. f. *laricis* (Jaczewski pro sp. in lit.) Pil. Bull. Soc. myc. Fr., 49, 3—4, 1934 : 272. — *Phellinus pini* var. *abietis* f. *laricis* (Jacz.) Pil. Polyp. 1936—1942 : 521.

[2] *Fomitopsis officinalis* — трутовиковый гриб, нередко встречающийся в лесной зоне на лиственнице, по сообщению (в письме) Н. Т. Степановой был однажды собран Л. К. Казанцевой на Полярном Урале, в долине р. Собь, близ ст. Красный Камень, в участке северотаежного леса на ветровальном лиственничном пне (кобле).

жалуй, чаще, чем на других, встречаются различные виды резупинатных грибов из сем. *Thelephoraceae* (s. l.) *Hydnaceae* (s. l.) порядка *Aphyllophorales*.

Ива (древовидная *Salix dasyclados*)

На живых деревьях: *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel.— На мертвых: *Tremella mesenterica* Fr., *Cytidia salicina* (Fr.) Burt, *Cerrena unicolor* (Fr.) Murr., *Daedaleopsis confragosa* (Fr.) Schroet. f. *rubescens* (Fr.) Donk, *Gloeophillum sepiarium* (Fr.) Karst., *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel., *Trametes suaveolens* (Fr.) Fr.

Древовидные стволы этого вида ивы почти все бывают гнилыми внутри. Чаще всего на ней встречается и губит ее *Phellinus igniarius*. а на мертвых стволах, кроме него, очень нередок *Trametes suaveolens*.

Как видно, из всех отмеченных в списке видов грибов, одни из них встречаются только на какой-либо одной древесной породе, другие — на двух и более. При этом приуроченность определенных видов грибов к определенным древесным породам в лесотундре в основном сохраняется та же, что и в лесной зоне, но в некоторых случаях наблюдаются отклонения. Так, например, *Stereum bicolor* в средних широтах произрастает обычно на лиственных породах, а здесь перешел на ель; *Gloeophyllum sepiarium* разрушает древесину хвойных, здесь же встречен на березе: *Hirschioporus fusco-violaceus* известен на сосне и лиственнице, здесь отмечен на ели. Общеизвестно также, что в Сибири *Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing. нередко с лиственных пород переходит на лиственницу, однако в редколесьях исследованных мною районов этот гриб не встретился.

Таким образом, оказывается, что крайний север со своими исключительными условиями произрастания каким-то образом действует на некоторые виды ксилофильных грибов, находящихся у своего северного предела, а именно, так, что они свободнее меняют своих растений-хозяев или, точнее, субстрат (поскольку отмеченные виды являются не паразитами, а сапрофитами, живущими не на живых, а на мертвых деревьях и их древесных остатках). Кстати, такое же явление в отношении некоторых видов ксилофилов из базидиомицетов было уже отмечено для Швеции Эриксоном (Eriksson, 1958 : 23), а указание на подобное явление, сформулированное в общей форме, можно найти уже у А. А. Ячевского (1933: 811).

Из вышеприведенного списка ясно также, что подавляющее большинство перечисленных в нем видов — сапрофиты. Настоящих паразитов, живущих только на живых деревьях, нет вовсе. Большинство основных вредителей принадлежит трутовиковым грибам, которые живут сначала на живых деревьях, а потом, когда деревья отомрут, продолжают жить и на мертвых, разрушая их до конца или до какой-либо определенной стадии. Это очень хорошо видно, например, по геотропной направленности шляпок плодовых тел, выросших сначала на стоящих деревьях, а потом продолжавших расти на них, когда они упали. Чаще всего такое явление в лесотундре наблюдалось у *Phellinus igniarius* и несколько реже у *Trametes pini* f. *abietis*. Третий вид — *Inonotus obliquus* — на стоящих живых деревьях развивает только свои стерильные наросты — «чагу». Эти наросты, хотя встречаются и на упавших, убитых этим грибом стволах, но, по-видимому, они здесь не образуются, а появляются уже настоящие плодовые тела. Правда, изредка плодовые тела удавалось наблюдать и на стоящих деревьях, однако они были приурочены к морозобоинам, где имелись отмершие участки, или к отмершим толстым ветвям, держащимся еще на дереве. Иногда приходилось видеть, как на одном и том же развилке, на живой ветви дерева вырастал стерильный нарост, а на отмершей — настоящее плодовое тело. Кстати, здесь можно отметить, что плодовые тела *Inonotus obliquus*, которые в средних широтах обычно очень быстро разрушаются насекомыми, в высоких, наоборот, сохраняются

довольно долго. Это, по-видимому, происходит потому, что в лесотундре меньше грибных вредителей из насекомых, в частности жуков, чем в более южной лесной зоне.

Наконец, еще один вид гриба, на котором здесь следует остановиться — это опенок осенний *Armillaria mellea*. Общеизвестно, что он поражает как здоровые, так и особенно чем-либо ослабленные деревья, кустарники, а изредка даже травянистые растения; он также продолжает жить и обычно плодоносить на убитых им стволах и корнях, а после спила стволов — на пнях. В исследованном районе опенок встретился всего лишь дважды у корней березы в окрестностях Сивомаскинского стационара и один раз на полярном Урале, близ ст. Красный камень. Следовательно, в условиях лесотундры он не является опасным вредителем древесных пород, как в лесной зоне. В упомянутой книге Д. В. Соколова (1964) отмечено, что опенок является космополитом по своему общему распространению, но при этом избегает местностей с холодными почвами, в частности таких, где в почвах развита вечная мерзлота. Основываясь на этом и на отсутствии соответствующих данных об опенке, из его ареала в СССР исключена огромная территория севера и северо-востока европейской части СССР, севера и северо-востока Сибири и Дальнего Востока. Не возражая против мнения, что опенок не селится там, где в почве развита вечная мерзлота, все же нельзя согласиться с указанным представлением об его распространении (которое отражено и в вычерченном на карте географическом ареале этого вида). Ареал его охватывает, вероятно, всю лесную зону СССР, поскольку даже в районе распространения вечной мерзлоты, которая встречается не везде (часто отсутствует в долинах рек), опенок может вполне произрастать и действительно произрастает. Об этом говорят как вышеотмеченные его находки в окрестностях Сивомаскинского стационара и на Полярном Урале, так и другие известные мне находки: на севере Камчатки близ побережья залива Корфа (В. Ф. Шамурин), близ побережья Охотского моря в пойме р. Ола (Б. П. Васильков), на юге Камчатки и на Сахалине (Л. В. Любарский), места этих находок расположены очень далеко за пределами очерченного Д. В. Соколовым ареала. Не приходится сомневаться, что подобные местонахождения опенка (в соответствующих условиях) станут в дальнейшем известны и для других территорий лесной и лесотундровой зон, которые остались не включенными в границы указанного ареала.

Учитывая высокую зараженность древесных пород трутовиковыми грибами в лесотундре, очень интересным становится и то, каким образом происходит заражение ими в данных условиях. Поскольку поражение является массовым, заражение также должно быть массовым и происходить под воздействием какой-либо общей причины.

В лесотундре большая часть стволов березы искривлена и разветвлена, причем первый развилок обычно находится не выше одного метра от поверхности почвы; в этих развилках часто встречаются плодовые тела трутовиковых грибов, особенно стерильные наплывы *Inonotus obliquus* (чага). Наблюдая это, можно сделать вывод, что заражение начинается именно отсюда. «Воротами инфекции» в данном случае являются, вероятно, ранки, возникающие при скусывании или вообще при повреждении молодых стволиков оленями во время их зимней пастьбы в лесотундре, а также, возможно, из-за резких зимних ветров, повреждающих непокрытые снегом вершинки молодых стволиков.

Появившиеся зимой ранки, весной, после оттаивания деревцов, становятся доступными для заражения спорами грибов. Кстати, в это время или вскоре после этого начинают спороносить трутовиковые грибы и их споры, попадая на ранки, могут производить заражение.

То, что споры начинают созревать и разноситься по ветру рано весной, показывают наблюдения Э. Х. Пармасто (1958). По его данным, в средней полосе СССР у большинства видов многолетних трутовиков споруляция наблюдается уже при температуре 2—5°, причем кратковременные поч-

ные заморозки не прекращают ее. Таких наблюдений непосредственно в субарктике еще не производилось, но можно думать, что здесь происходит то же самое, что и в средней полосе.

Наконец, здесь уместно отметить еще одно явление, которое нередко наблюдается в рединах лесотундры, когда редкостоящие низкие елочки отмирают и засыхают прямо на корню. Кстати, это же случается нередко и в средней полосе, обычно на болотах; при этом кора у елочек отстает от ствола и часто отваливается, поверхностный же слой древесины становится твердым, как кость, а внутренний, наоборот, трухлявым, источенным жуками-усачами.

Интересно было бы выяснить, как происходит разрушение дерева и древесины такого типа. Однако соответствующих исследований, по-видимому, не производилось.

Переходя к краткому флористическому анализу ксилофильных грибов лесотундры, выявленных во время исследований, надо прежде всего отметить, что количество видов их здесь очень ограничено. Как видно из вышеприведенного списка, оно равняется всего лишь 47 видам (несколько видов из резупинатных *Thelephoraceae* остались не определенными). Указанное количество, конечно, при дальнейших исследованиях несколько увеличится, но, по моему мнению, уже не намного, причем главным образом за счет сапрофитов, произрастающих в южной полосе лесотундр, переходящих в леса.

Рассматривая в совокупности эти виды, можно отчетливо видеть, что они представляют собой очень обедненную флору грибов северотаежных лесов, непосредственно примыкающих к лесотундре и незаметно переходящих в нее; при этом флора грибов лесотундры в основном образована самыми обыкновенными, вульгарными видами. Видов же эндемичных, свойственных только лесотундре, по-видимому, вообще не существует.

Уменьшение числа видов при продвижении с юга на север хорошо и сразу заметно даже в самих северотаежных лесах по сравнению с более южными лесами той же таежной зоны. Общей причиной уменьшения их числа является, конечно, увеличение суровости климата и лишь отчасти выпадение к северу некоторых древесных пород, произрастающих в более южных широтах. Очень показательно, что на севере, например, отсутствует такой широко распространенный в умеренных широтах вид, как *Schizophyllum commune* Fr. На отсутствие его на севере обратил внимание уже Эриксон (1958) в северной Швеции, а в прошлом году А. А. Эльчибаев сообщил мне, что сходное явление наблюдалось им и в горах Тянь-Шаня. Там, на небольших высотах, *Schizophyllum commune* встречался почти во всех лесах, на самых различных породах, с поднятием же в горы его встречаемость снижалась, а на высоте 2100—2500 м над ур. м. он исчез совсем.

Но особенно резкое уменьшение числа видов наблюдается при переходе из северных таежных лесов в редколесья и далее в редины лесотундры. Здесь показательно, например, что такие трутовиковые и пластинчатые грибы, как *Picnoporus cinnabarinus*, *Piptoporus betulinus*, *Pleurotus ostreatus*, *Armillaria mellea*, *Tricholomopsis decora*, *Pholiota destruens*, *Pluteus cervinus*, *P. petasatus* и некоторые другие, обычно можно встретить в лесотундре только на участках, переходных к северным форпостам леса, в рединах же, как правило, они отсутствуют.

Наряду с общим уменьшением числа видов ксилофильных грибов в направлении от леса к тундре особо следует отметить очень резкое уменьшение так называемых антропогенных видов. Несомненно, это происходит потому, что в лесу чаще производится валка и пилка деревьев, чаще бывают пожары, от которых деревья не всегда сгорают целиком, а только повреждаются, обгорают. В редколесьях и рединах условия в данном отношении более стабильные, порубки и пожары бывают значительно реже, поэтому соответствующие грибы встречаются в них, по сравнению с соседними участками леса, исключительно редко, спорадически.

В естественных условиях, если дерево поражено трутовым грибом, таким, например, как *Phellinus igniarius*, *Ph. pini* или *Inonotus obliquus*, он его доводит до гибели и сам «покончит» с его древесными остатками. При рубках же и пожарах древесные остатки разрушаются совсем другими видами грибов или совместно с теми, которыми было поражено дерево при жизни.

Из антропогенных видов, обычно живущих на мертвых деревьях и древесных остатках в лесу, являющихся как бы свидетелями насильственной смерти дерева, из приведенного выше списка можно отметить: *Daldinia concentrica*, *Bjercandera adusta*, *Coriolellus squalens*, *Coriolus zonatus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Hirschioporus abietinus*, *H. fusco-violaceus*, *Piptoporus betulinus*, *Trametes suaveolens*, *Tyromyces lacteus*.

Повторяю, что как раз все эти виды очень часто встречаются в пограничных участках леса и редколесий и необычайно редко в рединах. Если же изредка удается их встретить в рединах, то это свидетельствует о том, что деревья, на которых они здесь выросли, были предварительно срублены или обгорели.

Как можно видеть из вышеизложенного, появление новых, специфических видов ксилофильных грибов в лесотундре мною не было отмечено вовсе, но образование новых форм грибов представляет почти общее явление, которое чаще всего выражается в уменьшении размеров плодовых тел, в их карликовости — нанизме. Кстати, такой характер формообразования охватывает не только многие виды ксилофилов, но очень часто и напочвенные шляпочные грибы.

В исследованной группе это явление особенно показательно у таких видов трутовиковых, как *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus* (стерильные наплывы). *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Fomitopsis pinicola*, которые в средних широтах способны образовывать плодовые тела крупных и очень крупных размеров.

Как ни покажется странным на первый взгляд, но проведенное исследование приводит к выводу, что отмеченное уменьшение размеров плодовых тел здесь происходит не от общей суровости условий произрастания в лесотундре, а связано с толщиной древесных стволов, на которых эти грибы произрастают. На толстых стволах плодовые тела крупнее, на тонких — мельче, а в рединах, где древесные породы имеют уже очень тонкие стволики, плодовые тела трутовиков не встречаются вовсе; и не только плодовые тела, по-видимому, эти грибы вообще не развиваются на них, поскольку нам не приходилось видеть и соответствующих гнилей внутри стволиков.[1] Правда, в ряде случаев эти стволики, возможно, были еще довольно молоды и не успели в достаточной мере загнить. Это тем более вероятно, что, по сообщению С. Г. Шиятова (1965 : 93), касающемуся лиственницы, «гниение древесины на границе леса идет медленно». В письме ко мне он отмечает, что многие стволы и корни лиственницы, которые отмерли лет 50—100 тому назад, до сих пор имеют слабо разложившуюся древесину.[2]

Недостаточной толщиной стволов можно объяснить и то, что настоящие тундровые кустарниковые породы, такие, как карликовая береза, тундровые виды ив, достигающие в исследованном районе иногда 1 метра

[1] Если в редколесье и особенно при переходе от леса к редколесью древесные породы представлены невысокими, но все же еще деревцами, то в рединах они часто становятся уже кустами (береза), или по высоте не превышают куста (лиственница), или при небольшой высоте имеют своеобразную форму — с пышно развитой «розеткой» веток при основании ствола, в средней же части ствол остается почти без веток (ель «в юбочке»). В своих описаниях таких редин, образующих самую северную кромку лесотундр при переходе в настоящую тундру, я называл их «кустолесьем».

[2] Время отмирания деревьев определялось при помощи дендрохронологического метода, сопоставлением ширины годичных колец у ныне живущих старых деревьев и отмерших.

высоты, трутовиковыми грибами не поражаются вовсе, да и другими грибами тоже чрезвычайно редко.[1]

Весьма наглядно данное явление можно наблюдать в поймах рек, где все кустарниковые ивы очень здоровые, свободные от грибов, а *Salix dasyclados*, достигающая размеров невысокого дерева, со значительной толщиной ствола, почти вся бывает поражена трутовиком *Phellinus igniarius*.

Как было отмечено выше, карликовость плодовых тел ярко проявляется в лесотундре у ксилофилов и у напочвенных грибов. И хотя она в этих случаях зависит от разных факторов: у ксилофилов от недостаточной толщины древесных стволов и недостаточной продолжительности их жизни, а у напочвенных грибов, по моему мнению, — от переувлажненности почв, на которых они растут, но в общем и там и здесь для образования крупных плодовых тел просто не хватает питательных веществ.

Кстати, такое же явление свойственно не только грибам тундр и лесотундр, но при некоторых определенных условиях оно, как известно, бывает и в других местах; но здесь эта особенность проявляется весьма ярко и отчетливо, поскольку налицо скудость субстрата. Следует, однако, отметить, что не у всех видов наблюдается уменьшение размеров плодовых тел в лесотундре и тундре. Здесь встречаются отдельные виды грибов, у которых плодовые тела не уменьшаются по сравнению с более южными местностями. Может быть, это зависит от того, что они и там и здесь произрастают в более или менее сходных условиях местообитания, например на болотах или на севере они в состоянии накапливать «строительный материал» для крупных плодовых тел в течение более длительного времени, чем в более южных местах.

Из других признаков (кроме размеров плодовых тел), у видов ксилофильных грибов, произрастающих на севере в лесотундре и южнее — в лесу, мною сравнивались размеры и форма спор. Но в этом отношении ничего определенного пока установить не удалось. В некоторых случаях разница явно была налицо, но причина этого осталась совсем неясной.

Возможно, в таких случаях имели место и простые индивидуальные отклонения. В подавляющем же большинстве случаев как форма, так и размеры спор у лесотундровых грибов были одинаковы с образцами, взятыми из лесов средней полосы. Возможно, что здесь, как и в отношении карликовости, некоторые отдельные виды ведут себя несколько иначе, чем большинство других.

В связи со всем вышесказанным невольно возникает очень трудный вопрос — какой ранг присвоить тем таксонам ксилофилов лесотундры, к которым принадлежат носители признака карликовости плодовых тел, в отличие от соответствующих родственных таксонов средней полосы, имеющих плодовые тела «нормальных размеров»?

На основании приведенного выше фактического материала и соответствующих рассуждений, их, как будто, следует отнести к простейшим экологическим флюктуациям; однако огромный, сравнительно четкий, непрерывный ареал, высокая степень «племенности» и отсутствие точных данных о наследовании признака карликовости препятствуют зачислению их в обычные флюктуации, свидетельствуя в пользу таксона более высокого ранга. Встречаясь ранее с точно таким же положением в отношении многих видов напочвенных грибов, я в ряде своих работ, и особенно в последней (Васильков, 1965), пришел к выводу, что в настоящее время точно решить этот вопрос невозможно, и предложил для таких случаев неопределенный по объему таксон «форма». Думаю, что именно он будет пригоден и здесь для ксилофильных грибов.

Заканчивая сообщение о ксилофильных грибах лесотундры, я считаю, что, несмотря на непродолжительность исследований — всего в течение двух кратких северных вегетационных периодов, — и несмотря на сравнительно очень небольшую территорию, на которой они производились, выводы, приведенные здесь, во многом окажутся характерными и для лесотундры вообще на всем ее огромном протяжении. Об этом свидетельствуют: многие устные сообщения геоботаников и лесоводов, работавших на севере, некоторые, пока еще очень скудные гербарные материалы, доставленные из тех мест, а также мои собственные наблюдения в дальневосточной лесотундре, проведенные летом 1965 г., после того как данная статья была уже написана.

---

[1] У карликовой березы изредка приходилось видеть очень сильное поражение не стволов, а листьев сумчатым грибом *Dothidella betulina* (Fr.) Sacc. От сливающихся стром этого гриба все листья с поверхности иногда покрывались черной блестящей корочкой. По устному сообщению С. Г. Шиятова, такое поражение чаще встречается в горной тундре Полярного Урала, чем в равнинной тундре.

Здесь можно также отметить, что все вышеотмеченные и им подобные тундровые кустарники и кустарнички, не представляющие почти никакого «интереса» для ксилофильных грибов, наоборот, имеют очень большое значение для микоризных, обусловливая возможность появления их на всем огромном пространстве тундр, где они произрастают.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. (1916). Трутовики, собранные В. Н. Сукачевым. Зап. имп. Акад. Наук, сер. 8, физ.-мат. отд., 28, 23. — Бондарцев А. С. (1953). Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа.— (Борщов И. Г.) Borszczow E. (1856). Fungi Boganidenses et Ocholenses in expeditione Sibirica annis 1843—1844 collecti. В кн.: Middendorff «Sibirische Reise», 1, ч. 2. — Васильева Л. Н. (1959). Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ. Полев. геобот., I. — Васильков Б. П. (1965). О внутривидовых таксонах на примере изучения белого гриба *Boletus edulis* Fr. Бот. журн., 12. — Николаева Т. Л. (1961). Ежовиковые грибы. Флора споровых растений СССР, 6. — Пармасто Э. Х. (1958). Развитие плодовых тел и споруляция трутовых грибов. Изв. АН Эст. ССР. 7, сер. биолог., 2. — Соколов Д. В. (1964). Корневая гниль от опенка и борьба с ней. — Шиятов С. Г. (1965). Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал). Тр. Инст. биолог. Уральск ФАН СССР, 42. География и динамика растительного покрова. Матер. по изуч. флоры и растит. Урала, II. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Bourdot H. et A. Galzin. (1927). *Hymenomycetes* de France. — Christiansen M. P. (1960). Danish resupinate fungi. Dansk bot. arkiv, 19. 2. — Eriksson J. (1958). Studies in the *Heterobasidiomycetes* and *Homobasidiomycetes* — *Aphyllophorales* of Muddus National park in North Sweden. Symb. bot. Upsal., 16, 1. — Kallio P., E. Kankainen. (1964). Notes on the macromycetes of Finnish Lapland and adjacent Finnmark. Ann. Univ. Turku, 1, 2 (Rep. Kevo subarktic sta., 1). — Lange M. (1957). Macromycetes. III, 1. Greenland *Agaricales* (Pars) macromycetes caeteri. 2. Ecological and plant geographical studies. Meddel. om Grønland, 148, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград.

XYLOPHILOUS FUNGI OF EAST-EUROPEAN AND WEST-SIBERIAN FOREST-TUNDRA

By B. P. Vassilkov

SUMMARY

The flora of macroscopic xylophilous fungi of the Forest-Tundra Zone is virtually an improverished flora of the forests of the Northern Taiga Zone.

No specific endemic species were found, but in many species the dwarfishness of their fruit bodies (nanism) was observed.

The number of anthropogenous species in the forest-tundra is much smaller than it is in the forest. Some species inhabiting the forest-tundra at the limit of their distribution change their hostplants more freely.

A very high degree of infestation of trees by *Polyporaceae* in the forest-tundra was observed, both on the plains and in the mountains.

УДК 581.11 : 581.45 : 633.2 : 581.526.533 (471.1) (571.1)

Т. К. Горышина, Л. И. Самсонова

ВОДНЫЙ ДЕФИЦИТ В ЛИСТЬЯХ ТРАВЯНИСТЫХ ДУБРАВНЫХ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ СЕЗОННЫХ ГРУПП

(Получено 15 III 1965)

T. K. GORYSHINA AND L. I. SAMSONOVA. WATER DEFICIT IN THE LEAVES OF NEMOROSE HERBAGE PLANTS

Одним из наиболее широко применяемых методов характеристики водного режима растений в естественных условиях является определение водного дефицита в листьях, который служит хорошим показателем напряженности водного режима. Содержание этого понятия и методы его изучения изменялись со временем. Первые авторы, обнаружившие падение влажности листа в полдень (Livingston a. Brown, 1912; Красносельская-Максимова, 1917), под водным дефицитом понимали разность между наибольшим и наименьшим (полуденным) содержанием воды в листе. Вначале за наибольшее принималось утреннее содержание воды и в процентах к нему рассчитывался водный дефицит (Красносельская-Максимова, 1917). Впоследствии, когда было обнаружено, что и в утренние часы может наблюдаться некоторое недонасыщение листа водой, широкое распространение получили опыты с его искусственным донасыщением (Stocker, 1928; Литвинов, 1951), и водный дефицит стали определять как разницу между содержанием воды в листе в природных условиях и в листе донасыщенном. С помощью этого метода к настоящему времени накоплены данные о водном дефиците у растений в разных географических областях и типах растительных сообществ.

Менее широко распространено определение другого показателя, характеризующего засухоустойчивость растений,— того предельного водного дефицита, который растение может вынести при завядании, не теряя способности к восстановлению жизнедеятельности при повторном насыщении водой. Этот показатель, впервые определенный еще Шредером (Schröder, 1909, — цит. по: Максимов и Красносельская-Максимова, 1923), получил в литературе название сублетального водного дефицита (Pisek, 1956), а пограничная с ним величина (летальная) — необратимого водного дефицита (Цельникер, 1955). В работе Ю. Л. Цельникер было показано, что величина необратимого водного дефицита связана с переломом в физиологическом состоянии листа (резкое снижение дыхания и транспирации) и, следовательно, может служить показателем предела жизнедеятельности листа при обезвоживании. В ряде работ, приведенных в сводках Писека (Pisek, 1956) и Гесснера (Gessner, 1956), был экспериментально определен сублетальный водный дефицит и показано его экологическое значение как индикатора условий водоснабжения растений в естественных условиях. В последнее время ставится вопрос о применении этого метода в решении ботанико-географических проблем (Rychnovska-Soudkova, 1963).

В настоящей работе в ходе эколого-физиологического изучения травянистых растений лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.) исследовались оба вышеназванных показателя — водный дефицит в природных условиях (назовем его реальным водным дефицитом) и сублетальный водный дефицит в условиях завядания. Листья изучаемых растений срезались под пологом леса в перестойной 250-летней дубраве в ассоциации липо-дубняк снытьевый в дневные часы. У части листьев сразу же определялось содержание воды; остальные донасыщались водой в течение нескольких часов и снова проводилось определение содержания воды. По этим цифрам рассчитывался реальный водный дефицит.

Водный дефицит нельзя отождествлять с арифметической разностью содержания воды в насыщенных и ненасыщенных листьях, рассчитанного в процентах к сырому весу листа. При таком способе расчета сравнение листьев с разной влажностью осложняется тем, что при повышении содержания воды уменьшается доля сухого вещества; сравнивать же следует изменения количества воды, приходящейся на один и тот же сухой вес. Поясним сказанное примером. Если в ненасыщенном листе при влажности 85% 85 мг воды приходятся на 15 мг сухого вещества, то после насыщения до 88% 88 мг воды — всего на 12 мг; если провести расчет на неизменное количество сухого вещества (15 мг), то окажется, что вес воды увеличился с 85 до 110 мг. Поэтому в процессе расчета мы приводили количество воды в листьях к одному и тому же сухому весу. Разность этих величин у листьев насыщенных и ненасыщенных, выраженная в процентах от содержания воды у насыщенных листьев, и давала нам цифру водного дефицита.

После определения реального водного дефицита листья подвергались завяданию в лаборатории при комнатной температуре в течение 1—2 суток. Периодически из общего количества листьев отбиралось по нескольку параллельных проб (8—10 листьев); одна часть проб использовалась для определения содержания воды, другая часть помещалась во влажную камеру для донасыщения. У «оживленных» таким образом листьев отмечалось наличие тургора и определялось содержание воды. Отбор проб завядающих листьев продолжался до тех пор, пока они не теряли способности восстанавливать тургор при повторном донасыщении водой. Сходная методика была недавно описана Г. Н. Еремеевым (1963), с той только разницей, что в его работе листья подвергались одинаковому по длительности воздействию (завядание в течение 24 часов) и затем учитывался процент листьев, восстановивших тургор; в нашей работе длительность завядания была разной, листья же доводились до одинакового состояния (полная и необратимая потеря тургора). В качестве критерия устойчивости к завяданию учитывался максимальный (сублетальный) водный дефицит, который рассчитывался в процентах от начального запаса воды в донасыщенных листьях (чтобы исключить возможную первоначальную пестроту материала — различную степень недонасыщенности в природных условиях). Одновременно вычислялась критическая влажность листьев в процентах к сырому весу листа.

Определение водного дефицита проводилось в 1963—1964 гг. у основных представителей двух сезонных групп дубравных травянистых растений — ранневесенних эфемероидов: *Scilla sibirica* Andrews, *Corydalis halleri* Willd., *Anemone ranunculoides* L., *Ficaria verna* Huds. и летних теневых видов: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Carex pilosa* Scop., *Glechoma hirsuta* (Endl.) W. et K. Для этих растений нами уже отмечались различия в других чертах водного режима, обусловленные различием весеннего и летнего микроклимата под пологом дубового леса (Горышина, 1963, Горышина и др., 1963). В 1964 г. в работе принимала участие дипломантка Н. Александрова.

Водный дефицит дубравных растений в природных условиях

Определение водного дефицита у ранневесенних эфемероидов проводилось нами в 1964 г. в три срока: 1) 16 апреля, когда снег в лесу еще не полностью сошел и лежал отдельными пятнами; объектами опыта были молодые листья ростков *Scilla sibirica*, только что вышедших из-под снега или пробивающихся сквозь снег по окраинам крупных снежных пятен;

2) 21—29 апреля, в период апогея цветения ранневесенних видов, в дни с ясной и теплой погодой и наибольшей интенсивностью транспирации; можно поэтому полагать, что отмеченные в это время величины водного дефицита близки к максимальным для ранневесенних растений в природных условиях; 3) 4—9 мая, в период плодоношения и начала увядания ранневесенних видов, в дни с холодной и дождливой погодой.

Как видно из табл. 1, у ростков *Scilla sibirica*, только что вышедших из-под снега, водный дефицит составляет всего 1.5%, т. е. практически отсутствует. Несмотря на весьма низкую (около 0°) температуру почвы, еще не полностью освободившейся из-под снега, корни полностью обеспечивают влагой надземные части растений, хотя с появлением ростков на дневную поверхность начинается потеря воды путем транспирации (данные по транспирации эфемероидов приведены нами в одной из предыдущих работ — Горышина, 1963).

ТАБЛИЦА 1

Водный дефицит в листьях ранневесенних эфемероидов в природных условиях (1964 г.)

Дата	Вид	Содержание воды (в процентах к сырому весу)		Водный дефицит (в процентах к содержанию воды при полном насыщении)
		начальное	после донасыщения	
14 IV	*Scilla sibirica*	89.6	89.8	1.6
21 IV	» »	90.4	91.0	6.7
9 V	» »	91.9	91.9	0
23 IV	*Corydalis halleri* . . .	86.2	87.6	11.3
9 V	» »	86.3	86.9	5.0
27 IV	*Anemone ranunculoides*	79.3	81.5	13.1
4 V	» »	83.8	83.5	0
29 IV	*Ficaria verna*	85.4	86.5	8.7
13 V	» »	88.1	88.4	2.9
4 V	*Pulmonaria obscura* (весенние листья) . .	86.5	87.3	6.9

В дальнейшем транспирирующая поверхность листьев значительно увеличивается, а транспирация доходит до 2 и более граммов воды на 1 г сырого веса в час. В связи с этим водный дефицит в листьях ранневесенних видов достигает нескольких процентов от всего запаса воды (от 6.7% у *Scilla sibirica*, имеющей наименьшую транспирацию, до 13.1% у сильно транспирирующей ветреницы *Anemone ranunculoides*). Видимо, при больших потерях воды в ясные и теплые дни возникает некоторый разрыв между ее тратой и поступлением. Тем не менее даже при самой высокой транспирации мы никогда не отмечали потери тургора у эфемероидов. Наконец, в период резкого похолодания и соответственно, снижения транспирации, водный дефицит в листьях эфемероидов снова почти исчезает. Таким образом, этот показатель обнаруживает тесную связь с динамикой погодных условий.

У видов летнего аспекта водный дефицит в природных условиях определялся дважды: в сравнительно влажный период, когда растения были еще хорошо обеспечены влагой, и в один из засушливых периодов, весьма частых в лесостепной зоне. Цифры, представленные в табл. 2, показывают, что в благоприятных условиях водоснабжения некоторые летние травы имеют водный дефицит порядка 18—19% (*Pulmonaria obscura*, *Glechoma hirsuta*); другие — *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum* — совсем или почти совсем не обнаруживают водного дефицита. Транспирация в этих условиях держится на уровне 300—400 мг/г. В засушливый период водный дефицит возрастает до 23—39%, хотя транспирация падает в засуху до 150—200 мг/г.

ТАБЛИЦА 2

Водный дефицит в листьях некоторых дубравных видов летнего аспекта в природных условиях

Вид	Влажный период			Период засухи		
	содержание воды (в процентах к сырому весу)		водный дефицит (в процентах к содержанию воды при полном насыщении)	содержание воды (в процентах к сырому весу)		водный дефицит (в процентах к содержанию воды при полном насыщении)
	начальное	после донасыщения		начальное	после донасыщения	
Aegopodium podagraria . .	80.8	80.8	0	78.5	82.6	23.2
Asarum europaeum	83.0	83.4	2.8	80.1	87.0	40.5
Pulmonaria obscura (летние листья)	79.9	83.0	18.5	79.0	83.0	22.9
Carex pilosa	—	—	—	63.3	71.1	29.3
Glechoma hirsuta	77.9	81.5	19.8	—	—	—

Иссушение почвы столь велико, что даже эти небольшие траты воды не могут быть восполнены растением и приводят к отмеченному дефициту воды в листьях. Одновременно наблюдается массовая потеря тургора и полегание растений. Следует отметить, что водный дефицит у *Carex pilosa* был определен еще в тургесцентном состоянии. Уже после проведенной работы, когда иссушение почвы и повышение температуры продолжались, потеря тургора была отмечена и у *C. pilosa* (следовательно, водный дефицит в ее листьях увеличился еще больше).

Для оценки величины водного дефицита дубравных растений полезно сравнить полученные нами цифры с данными, известными в литературе. Так, для аридных условий приводятся следующие цифры водного дефицита: у египетских пустынных ксерофитов — 30—50% (Stocker, 1929), у пустынных эфемеров и эфемероидов (в Кызылкумах) величины в период вегетации — порядка 20—30% (Хаджикурбанова, 1961; Шамсутдинов и Парпиев, 1963); у степных растений Западной Венгрии — 22—25% (Stocker, 1929). Несколько ниже цифры водного дефицита, приведенные для степных растений В. М. Свешниковой (1963), — от 5.5 до 9.7% (среднее за период вегетации); по-видимому, это объясняется расчетом величины дефицита по методу Максимова и Красносельской-Максимовой (1923), т. е. в процентах от утреннего содержания воды, которое может не совпадать у степных растений с величиной полного насыщения. В сухой дубраве Молдавии водный дефицит у травянистых растений составляет в начале вегетации от 4 до 27%, в более засушливый период, в середине лета — 30—50% (Витко, 1963). У мезофильных видов *Chelidonium majus* и *Tussilago farfara* в Ленинграде отмечен полуденный дефицит 14 и 15%, а у водного растения *Alisma plantago-aquatica* дефицит совсем не обнаружен (Максимов и Красносельская-Максимова, 1923). У арктических видов в Лапландии наблюдался водный дефицит 4—18% (Stocker, 1929).

На фоне приведенных данных цифры водного дефицита у наших ранневесенних дубравных эфемероидов следует признать совсем небольшими. Они гораздо ниже, чем у пустынных эфемеров и эфемероидов и сравнимы лишь с водным дефицитом в условиях Арктики или у растений при достаточном увлажнении. Столь же невелик водный дефицит и у летних видов дубравы в начале вегетации. У *Aegopodium podagraria* дефицит в это время отсутствует, в то время как Штокер (Stocker, 1929) при искусственном длительном поливе обнаружил у этого вида дефицит 6.1%.

В то же время виды летнего аспекта в засушливые периоды обнаруживают значительный водный дефицит, вполне сравнимый с таковым у растений аридных местообитаний (у видов сухой дубравы или степных).

Все приведенные выше данные характеризуют водный баланс дубравных растений в различной экологической обстановке в природных усло-

виях. Для выяснения степени лабильности водного режима изучаемых растений и их устойчивости в крайних условиях обезвоживания приводим результаты экспериментального определения наибольшего (сублетального) водного дефицита.

Сублетальный водный дефицит дубравных растений

У ранневесенних эфемероидов этот показатель определялся в те же сроки, что и реальный водный дефицит в природных условиях. Табл. 3 показывает, что величины сублетального дефицита довольно близки у разных видов (порядка 30—40% водного запаса). Другими словами, эфемероиды могут потерять 1/3 всей воды, еще сохраняя жизнеспособность. Интересно, что в отличие от реального водного дефицита сублетальный водный дефицит не изменяется в зависимости от погодных условий и остается примерно на одном уровне, несколько повышаясь у большинства видов к концу вегетации (хотя в данном случае это как раз был период понижения температуры). Следовательно, этот показатель можно считать более надежной характеристикой водного режима растения, не зависящей от конкретных условий в период опыта. Отмеченное повышение к концу вегетации может быть связано с общей тенденцией изменения метеорологических факторов на переломе от весны к лету (повышение температуры, снижение влажности воздуха и т. д.), что требует от растений постепенного повышения засухоустойчивости.

ТАБЛИЦА 3

Сублетальный водный дефицит в листьях ранневесенних эфемероидов (1964)

Дата	Вид	Сублетальный водный дефицит (в процентах к содержанию воды при полном насыщении)	Критическая влажность листьев (в процентах к сырому весу)
14 IV	*Scilla sibirica*	33	85.4
21 IV	» »	33	87.1
9 V	» »	32	88.5
23 IV	*Corydalis halleri*	41	80.6
9 V	» »	38	80.3
27 IV	*Anemone ranunculoides*	26	75.5
4 V	» »	26	76.3
29 IV	*Ficaria verna*	39	79.4
13 V	» »	34	83.5
4 V	*Pulmonaria obscura* (весенние листья)	41	80.1

Что касается видов летнего аспекта, то у них сублетальный водный дефицит достигает величины 50—65% (цифры получены в засушливый период), т. е. растения способны выдержать потерю 1/2—2/3 всего водного запаса. Это значительно превышает предельный водный дефицит ранневесенних растений. Примечательно различие сублетального водного дефицита у весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura*, которая и по другим показателям водного режима может служить своеобразным индикатором различия условий под пологом дубравы весной и летом (Горышина, 1962). У весенних листьев сублетальный водный дефицит составляет 41%, у летних — 63%.

Для оценки наших данных приведем некоторые величины сублетального водного дефицита из сводки Писека (Pisek, 1956) для растений в различных экологических условиях (по данным западноевропейских авторов); растения открытых местообитаний (луговые, сорные) — от 55 до 75%, лесные травы — от 27% у *Oxalis acetosella* и 40% у *Majanthemum bifolium*, до 65% у *Pulmonaria obscura;* по другим данным, сублетальный дефицит у *Oxalis acetosella* — 25%, *Pulmonaria* — 45%, *Asarum europaeum* — 50%. Гесснер (1956) указывает, что у среднеевропейских мезофитов предельный водный дефицит составляет 15—23%, у растений средиземноморского маки — около 60%. Рыхновска-Соудкова (Rychnovska-Soudkova, 1963) приводит цифры около 40—50% для ксерофильных степных злаков. У водных растений сублетальный водный дефицит определить трудно, так как еще до потери тургора начинается подсыхание и отмирание части листа. Гесснер (1956) приводит величины водного дефицита при подсыхании различной части листовой площади. При повреждении 5% листовой пластинки у ряда гелофитов и видов с плавающими листьями предельный водный дефицит достигает всего 9.5—14%.

В этом ряду величин сублетального водного дефицита у растений разных экологических типов дубравные весенние эфемероиды могут быть поставлены где-то рядом с теневыми гигромезофитами типа *Oxalis acetosella* или *Majanthemum bifolium*, т. е. оказываются на уровне растений, нестойких к завяданию.

Что касается видов летнего аспекта, то в нашей лесостепной дубраве у них сублетальный водный дефицит несколько выше (61% у *Asarum europaeum*, 63% у *Pulmonaria obscura*), чем в западноевропейских лесах (соответственно 50% и 45%; правда, для последнего вида указывается еще цифра 65%). Величины дефицита, приведенные в табл. 4, превосходят и сублетальный водный дефицит у степных злаков и близки к таковому у растений средиземноморского маки.

ТАБЛИЦА 4

Сублетальный водный дефицит в листьях дубравных растений летнего аспекта

Вид	Сублетальный водный дефицит (в процентах к содержанию воды при полном насыщении)	Критическая влажность листьев (в процентах к сырому весу)
Aegopodium podagraria	50	71.6
Asarum europaeum	61	72.5
Pulmonaria obscura (летние листья)	63	64.3
Carex pilosa	68	44.0

Сравнение величин сублетального водного дефицита в листьях дубравных растений двух сезонных аспектов (табл. 3 и 4) убеждает нас в том, что этот показатель, полученный в экспериментально созданных крайних условиях (практически не встречающихся в естественных местообитаниях), тем не менее довольно точно отражает условия водоснабжения травяного покрова в разные сезонные фазы развития дубового леса. Ранневесенние эфемероиды, вегетирующие сразу после снеготаяния при обилии почвенной влаги (до 40—45% к воздушно-сухому весу почвы), не испытывают значительного водного дефицита в листьях даже при большом ее расходе, и потому их стойкость к обезвоживанию сравнительно невысока. Небольшие величины предельного водного дефицита — еще одна черта в общей характеристике водного режима этой группы растений, хорошо обеспеченных доступной влагой, несмотря на низкие температуры почвы в период вегетации.

Летние теневые виды дубравы, как мы уже указывали раньше (Горышина и др., 1963), несмотря на общий мезофильный план строения, должны обладать некоторыми ксерофильными чертами, поскольку им нередко

приходится переживать в состоянии глубокого завядания довольно длительные засушливые периоды, когда влажность почвы падает очень низко, вплоть до коэффициента завядания. Такой ксерофильной чертой и является способность переносить довольно сильное обезвоживание. После первого же дождя растения обычно оправляются, восстанавливают тургор и продолжают вегетацию.

Стоит отметить, что водный дефицит, отмечаемый у летних видов в природных условиях (табл. 2), почти такой же, как предельный возможный (сублетальный) дефицит у ранневесенних растений (табл. 3); а наименьшая в течение сезона критическая влажность у эфемероидов (табл. 3) в большинстве случаев превосходит нормальную влажность листьев летних видов в естественных условиях (табл. 2). Другими словами, те условия водного режима, которые обычны у видов летнего аспекта, являются крайними для ранневесенних эфемероидов (особенно для основного вида — *Scilla sibirica*).

В трактовке сезонной динамики травяного покрова дубрав (смены двух сезонных аспектов) основная роль всегда отводилась динамике светового фактора под пологом леса, начиная с Хессельмана (Hesselman, 1907) и Солсбери (Salisbury, 1925) и кончая А. В. Кожевниковым (1950) и В. В. Алехиным (1950). Но нельзя, по-видимому, пренебрегать и сезонным изменением фактора влажности, который (по крайней мере в лесостепных дубравах) также может играть немаловажную роль в смене ранневесенних мезофильных гелиофитов летними видами, не только более теневыносливыми, но и более засухоустойчивыми.

Остановимся на некоторых методических моментах. По сравнению с широко распространенным методом определения скорости завядания срезанных листьев или ветвей, метод определения сублетального водного дефицита в процессе завядания, как нам кажется, является более показательным для характеристики устойчивости растений к засухе. Часто скорость отдачи воды не совпадает со степенью стойкости к обезвоживанию. Так, *Asarum europaeum* и *Scilla sibirica* одинаково медленно теряют воду в процессе завядания, но у первого вида предельный водный дефицит достигает 61%, а у второго — 32—34%. В то же время копытень близок по этому показателю к медунице (63%), хотя последняя теряет воду при завядании гораздо быстрее, приближаясь в этом отношении к эфемероидам. По-видимому, для характеристики водного режима растения важна не та скорость, с какой оно отдает воду, а наибольшая потеря воды, при которой растение еще сохраняет жизнеспособность.

В заключение отметим, что данных по сублетальному водному дефициту в литературе пока еще совсем немного. Для установления экологических закономерностей водного режима растений весьма желательно изучение этого показателя (наряду с такими излюбленными показателями, как транспирация и содержание воды) у растений разных экологических условий, как умеренных, так и крайних.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1950). География растений. — Витко К. Р. (1963). Экологическая характеристика гырнецовой дубравы в Южной Молдавии. Диссерт., БИН. Л. — Горышина Т. К. (1962). О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dumort. Научн. докл. Высш. шк., биолог. науки, 3. — Горышина Т. К. (1963). О водном режиме весенних травянистых эфемероидов в дубовом лесу. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог., 1. — Горышина Т. К., В. Я. Смирнова, Ти Чан-Цзинь. (1963). О водном режиме дубравных травянистых растений летнего аспекта. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биолог., 3. — Еремеев Г. Н. (1963). Определение засухоустойчивости плодовых и других древесных растений. Физиолог. раст., 10, 6. — Кожевников А. В. (1950). Весна и осень в жизни растений. — Красносельская-Максимова Т. А. (1917). Суточные колебания содержания воды в листьях. Тр. Тифлисск. бот. сада, 19. — Литвинов Л. С. (1951). О почвенной засухе и устойчивости к ней растений — Максимов Н. А. и Т. А. Красносельская-Максимова. (1923). Исследования над завяданием растений в связи с их засухоустойчивостью. Тр. Петрогр. общ. естествоиспыт., 3. — Свешникова В. М. (1963). Характер водного баланса у растений пустынно-степных сообществ. Бот. журн., 3. — Хаджикурбанова Г. (1961). Интенсивность транспирации и дефицит влаги у эфемеров и эфемероидов Юго-Западных Кызылкумов. Узб. биолог. журн., 4. — Цельникер Ю. Л. (1955). Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию. Тр. Инст. леса АН СССР, 27. — Шамсутдинов З. Ш. и Ю. Парпиев. (1963). Эколого-физиологические особенности *Ferula assa foetida* в условиях пустыни Кзыл-Кумы. Бот. журн., 3. — Gessner F. (1956). Der Wasserhaushalt der Hydrophyten und Helophyten. Handbuch Pflanzenphysiol., III. — Hesselman H. (1907). Zur Kenntniss des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. Bot. Centralbl., 17. — Livingston B. E. a. W. H. Brown. (1912). Relation of the daily march of transpiration in the water content of foliage leaves. Bot. Gaz., 53. — Pisek A. (1956). Der Wasserhaushalt der Meso- und Hydrophyten. Handbuch Pflanzenphysiol., III. — Rychnovska-Soudkova M. (1963). Study of the reversibility of the water saturation deficit as one of the methods of causal phytogeography. Biologia plantarum (Akad. sci. bohemoslov.), 5. — Salisbury E. J. (1925). The structure of woodlands. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 3. — Stocker O. (1928). Über Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. — Stocker O. (1929). Über die Höhe des Wasserdefizites bei Pflanzen verschiedener Standorte. Erdészeti Kisérletek, 31.

Ленинградский государственный
университет.

WATER DEFICIT IN THE LEAVES OF NEMOROSE HERBAGE PLANTS

By T. K. Goryshina and L. I. Samsonova

SUMMARY

Water deficit (WD) in the leaves of nemorose prevernal ephemeroids was shown to be rather small under natural conditions (not exceeding the values within the range between 6.7 and 13.1% of the total water reserve), being practically equal zero at the initial phase of growth (emergence through snow) and also at low temperatures occurring at later growth phases. In some of the aestival sciophytes the WD value is also small, sometimes equals zero, but during the periods of drought it attains 23—39%. The sublethal value of water deficit (SWD) was experimentally determined to be 30—40% and 50—68% in prevernal ephemeroids and in aestival sciophytes respectively. These data are indicative of the different water supply conditions in the spring and summer phases of the annual cycle in the mesophilic oak woods of the Forest-Steppe Zone that, alongside of light, play a significant role in the seasonal dynamics of the herbaceous cover of these woods.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.087.72 : 581.45 : 58

Ф. В. Крюковский

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ У ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

С 2 рисунками

F. V. KRIUKOVSKY. DETERMINATION OF LEAF SURFACE IN DIFFERENT TREE SPECIES

Нарастание органической массы у растений как результат фотосинтеза в конечном счете зависит от развития и функционирования ассимиляционного аппарата. Однако применяемый расчет фотосинтеза, транспирации и общей продуктивности растений на весовую единицу листа имеет тот недостаток, что вес листвы в зависимости от различных экологических, биологических и других факторов подвержен значительным колебаниям. Поэтому в последнее время интенсивность фотосинтеза и транспирации чаще рассчитывают на единицу площади листа (Горин, 1963).

Учет ассимиляционной поверхности растений еще недостаточно разработан, однако в этом вопросе определилось несколько направлений в зависимости от метода и цели работы, конфигурации и размера листьев исследуемого растения. Основные из них: весовой способ — определение соотношения между весом листа (высечки листа определенной площади) или его отпечатка (контура) на бумаге с площадью поверхности листа (Гулидова, 1959; Алексеенко, 1965, и др.); приравнивание с помощью поправочных коэффициентов конфигурации листа к геометрическим фигурам, площади которых определяются по формулам (Волков и Селевцев, 1959; Фулга, 1961, и др.); планиметрирование, применение приборов (Рожнятовский, 1954; Гаврилов и Еременко, 1959).

Рис. 1. Диаграмма для измерения длины листовой пластинки растений.

Указанные способы имеют свои преимущества и недостатки: многие из них трудоемки либо не применимы к растущим растениям.

В целях разработки наиболее простого и доступного способа определения ассимиляционной поверхности листвы у древесных растений нами были проведены исследования по соотношению площади листовой пластинки и ее длины, что позволило установить тесную корреляционную связь между этими признаками. Корреляционное отношение листвы *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Betula verrucosa* Ehrh. находится в пределах 0.89—0.96 с основной ошибкой ±0.012—0.007.

Используя такую тесную связь, мы составили и решили для этих пород корреляционные уравнения по следующей методике. С разных деревьев собирались листья в количестве 200—300 штук и у каждого из них определялась длина листовой пластинки и ее площадь. Площадь листа измерялась планиметром, что удобно производить на листе светочувствительной бумаги (синьке), на котором отпечатаны листовые пластинки, или под бумажной калькой. Полученные данные сводились в таблицы и определялись основные статистические показатели и средняя площадь листовой пластинки для определенной ее длины. Затем по этим средним значениям вычислялось корреляционное уравнение. Особенно легко и удобно его вычислять при помощи чисел Чебышева или способом наименьших квадратов (Митропольский, 1962).

Измерить линейные размеры листа растений значительно проще, чем его площадь, особенно при использовании метода радиальных диаграмм (Крюковский, 1962). Этот метод состоит в том, что на заранее изготовленных диаграммах (рис. 1) или на чистом листе бумаги с последующим нанесением концентрических дуг отмечается длина каждой листовой пластинки. При таком обмере имеется возможность определять длину листа непосредственно на растущем растении. В этом случае диаграмму закрепляют канцелярскими скрепками на четырехугольном картоне так, чтобы его угол совпал с центром диаграммы. Обмеряя лист, прикладывают основание его пластинки к центру диаграммы, на которой вершину листа отмечают карандашом.

Исследования развития листа дали возможность установить по скорости роста пластинки листа и ее длины два этапа: внутрипочечное развитие, когда пластинка собрана в складках, и развитие развернутой пластинки. При этом на первом этапе площадь односторонней поверхности листовой пластинки (s) линейно зависит от ее длины (l) и выражается уравнением прямой линии без свободного члена $s=al$. Коэффициент a для рассмотренных растений находился в пределах 1—2. На втором этапе рост развернутой пластинки идет значительно быстрее и зависимость площади пластинки от ее длины выражается уже уравнением параболы второй степени $s=al^2+bl+c$, где a, b, c — соответствующие коэффициенты. Исследованные другие функции (показательная, степенная) значительно хуже выражают эту закономерность.

В целях практического использования предлагаемого метода для указанных выше пород составлены и решены корреляционные уравнения параболы второй степени. На графиках (рис. 2) наблюдается хорошее совпадение вычисленных данных со средними значениями площади пластинки по результатам непосредственных измерений. Основные ошибки вычисленных уравнений находятся в пределах ±0.55—1.42.

По этим уравнениям составлены таблицы (табл. 1) с шагом 0.5 см. Схема определения листовой поверхности растений при использовании таблиц состоит в следующем.

С отдельной ветви или всего растения собирается вся листва либо определенная ее часть и измеряется длина каждой листовой пластинки. Полученные данные сводят в вариационный ряд с полусантиметровым интервалом. Затем подсчитывают количество листьев в каждом интервале и умножают их на соответствующую среднюю площадь листа, взятую из таблицы. Сумма этих произведе-

ТАБЛИЦА 1

Соотношение длины листовой пластинки и ее площади для древесных пород

Порода	Длина листовой пластинки (в см)																						
	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0	4.5	5.0	5.5	6.0	6.5	7.0	7.5	8.0	8.5	9.0	9.5	10.0	10.5	11.0	11.5	12.0	12.5	13.0
	площадь листовой пластинки (в кв. см)																						
Клен остролистный	2.87	4.84	7.27	10.2	13.5	17.4	21.6	26.4	31.6	37.3	43.5	50.1	57.2	64.4	72.7	81.2	90.2	99.6	109.6	119.8	130.4	141.8	153.6
Дуб черешчатый	2.05	2.34	2.86	3.60	4.56	5.75	7.16	8.79	10.6	12.7	15.0	17.6	20.3	23.3	26.5	29.9	33.5	37.4	41.5	45.7	49.2	—	—
Липа мелколистная	3.61	4.72	6.22	8.11	10.4	13.1	16.1	19.6	23.4	27.6	32.2	37.2	42.6	48.4	54.5	61.1	68.0	75.3	82.9	—	—	—	—
Береза бородавчатая	1.96	2.69	3.77	5.18	6.93	9.02	11.4	14.2	17.3	20.7	24.5	28.6	32.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Развитие надземных органов у клена и прибалочной лесной полосе в зависимости от способа подготовки почвы (Совхоз «Днепровский» Гомельской области)

Способ подготовки почвы	Средняя высота (в см)	Прирост в высоту за последний год (в см)	Средняя площадь листовой поверхности одного растения (в кв. дм)
Безотвальное рыхление на глубину 50 см	37.9	10.5	18.5
Безотвальное рыхление на глубину 35 см	33.6	9.5	17.6
Обычная отвальная вспашка на глубину 25 см	30.0	7.9	15.7

ний даст площадь листовой поверхности ветви или растения в целом. Если для исследования взята не вся листва, а лишь определенная пропорциональная ее часть, то по соотношению нетрудно определить площадь листовой поверхности для всего растения и даже для пробной площади. При пользовании радиальными диаграммами процесс обмера длины листовой пластинки и сведение данных в разряды значительно упрощается. Для этого достаточно подсчитать количество точек в каждой полосе диаграммы и умножить число их на соответствующую табличную площадь.

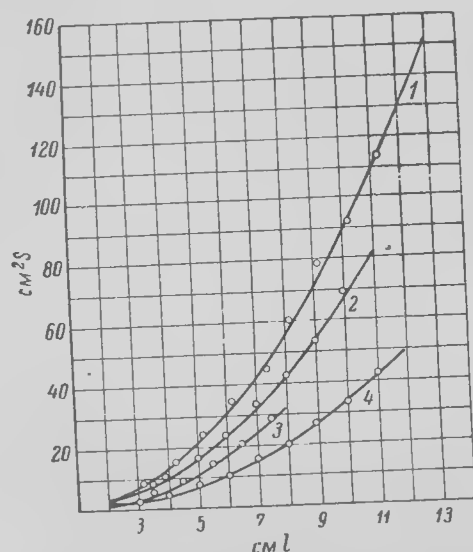


Рис. 2. Зависимость площади листовой пластинки от ее длины у древесных пород.

Кружками обозначены средние значения из данных наблюдений.

1 — клен остролистный, $S = 0.93l^2 - 0.25l - 0.35$; *2* — липа мелколистная, $S = 0.777l^2 - 1.289l + 3.072$; *3* — береза бородавчатая, $S = 0.673l^2 - 1.551l + 2.366$; *4* — дуб черешчатый, $S = 0.446l^2 - 1.422l + 3.112$.

При определении площади листовой поверхности растения надежный результат можно получить посредством обмера не менее 30 листьев (такое же количество указывают Волков и Селевцев, 1959), взятых без выбора, что составляет точность опыта $\pm 3\%$.

Используя вышеизложенный метод, мы определяли листовую поверхность клена в трехлетних противоэрозионных опытных культурах, заложенных при разных способах подготовки почвы. При учете бралось каждое десятое растение из расчета 10 экз. с каждой делянки варианта опыта. Важно было выяснить влияние способа подготовки почвы на развитие надземных органов растения. Полученные результаты приведены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что у клена при подготовке почвы безотвальным рыхлением не только лучше развивается стволик, но и оказалась наибольшая листовая поверхность, приходящаяся на одно растение.

Таким образом, сравнительно простой и надежный способ определения листовой поверхности растений можно использовать как при физиологических исследованиях, так и при оценке того или иного воздействия среды на растение в различных стадиях его развития.

Выводы

1. Предлагаемый способ обмера листовой поверхности древесных растений общедоступен, прост и удобен в работе благодаря только одному линейному измерению.

2. Он позволяет производить учет площади листвы на растущем растении, что можно использовать при изучении динамики нарастания листвы в течение определенного периода.

3. При массовых обмерах этот метод дает достаточно высокую точность.

Литература

Алексеенко Л. Н. (1965). Весовой метод определения листовой поверхности луговых растений и луговых сообществ. Бот. журн., 3. — Волков В. Я. и В. Ф. Селевцев. (1959). Расчет площади ассимиляционной поверхности огурцов. Физиолог. раст., 8, 5. — Гаврилов И. И. и Л. Л. Еременко. (1959). Прибор для измерения площади листьев. Физиолог. раст., 6, 4. — Горин Т. И. (1963). Транспирация у плодовых деревьев летом. Вестн. с.-х. науки, 4. — Гулидова И. В. (1959). Определение поверхности хвои у ели. Сообщения Инст. леса АН СССР, 11. — Крюковский Ф. В. (1962). Графическое определение размеров органов растений. Вестн. с.-х. науки, 12. — Митропольский А. К. (1962). Техника статистических вычислений. — Рожнятовский И. В. (1954). Определение площади листьев с применением светочувствительной бумаги. Бот. журн., 3. — Фулга И. Г. (1961). Упрощенный метод определения площади листьев яблони. Физиолог. раст., 8, 2.

Белорусский
научно-исследовательский
институт лесного хозяйства,
г. Гомель.

(Получено 3 X 1963).

УДК 578.084.2 582.035 634.948

Е. А. Акулова, И. С. Малкина, В. С. Хазанов, Ю. Л. Цельникер и Д. М. Шишов

О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ СВЕТОВОГО РЕЖИМА В ЛЕСУ

С 3 рисунками

E. A. AKULOVA, I. S. MALKINA, V. S. KHAZANOV, J. L. ZELNIKER AND D. M. SHISHOV. ON THE METHODS OF STUDYING THE LIGHT REGIME IN A FOREST

Растения нижних ярусов леса, в частности древесного подроста, живут в очень сложных световых условиях. Неудивительно, что роль света, который вообще является ведущим фактором в жизни растительного мира, в этих условиях, когда растения нередко испытывают недостаток света, особенно велика. Поэтому вполне понятен

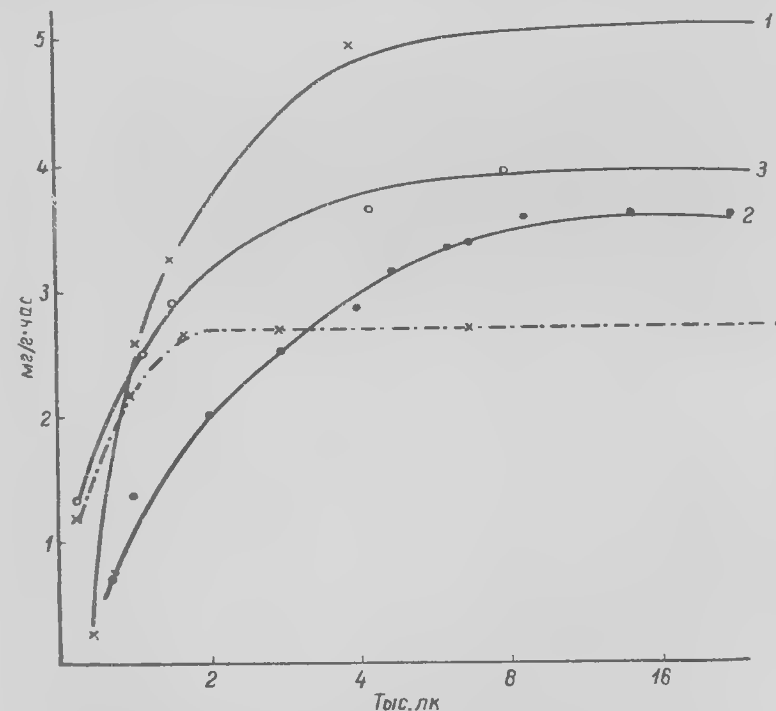


Рис. 1. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у древесного подроста под пологом леса.

1 — дуб, *2* — ясень (Теллерман), *3* — дуб, *4* — липа (Серебряный Бор); *на оси абсцисс* — освещенность, *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза.

интерес, который проявляли и проявляют к проблеме светового режима в лесу лесоводы, ботаники и ученые других профилей.

При работе в лесу исследователи сталкивались с рядом трудностей методического характера, которые полностью не устранены и до сих пор. Этими трудностями в значительной степени обусловлены недостатки многих работ, которые делают несопоста-

вимыми приводимые в них фактические материалы. Среди исследователей до сих пор нет единого мнения о том, что следует ли измерять интенсивность света только в затененных участках, ограничиваясь небольшим числом точек для наблюдений (Пивоварова и Гуляев, 1958), или учитывать также свет в бликах, и с помощью большого числа наблюдений оценивать участие затененных и освещенных участков в общем световом режиме под пологом. Различия между данными о средней освещенности, полученные этими двумя способами, весьма существенны; хотя площадь, занимаемая бликами в густом лесу, значительно меньше площади затененных участков, но интенсивность света в бликах в несколько раз больше интенсивности теневого света (Evans, 1956; Whitmore a. Wong, 1959), что и объясняет указанные различия.

Чтобы получить средние величины освещенности под пологом леса с большой степенью достоверности, необходимо провести тем больше измерений, чем более пестрая картина освещенности наблюдается в лесу в данный момент. Это очень хорошо показано в недавно вышедшей работе В. А. Алексеева (1963), который в отличие от многих других авторов приводит не только средние величины освещенности под пологом леса, но и частоту встречаемости разных значений освещенности. Несомненно, что знание кривой распределения освещенности необходимо, чтобы вычислить минимальное число наблюдений при работе с заданной точностью. Однако, исходя из особенностей влияния света на растения нижних ярусов леса, еще неясно, какова должна быть необходимая и достаточная информация о световом режиме в лесу: нужны ли данные только о теневом свете, средние данные об освещенности или кривые распределения света разных интенсивностей?

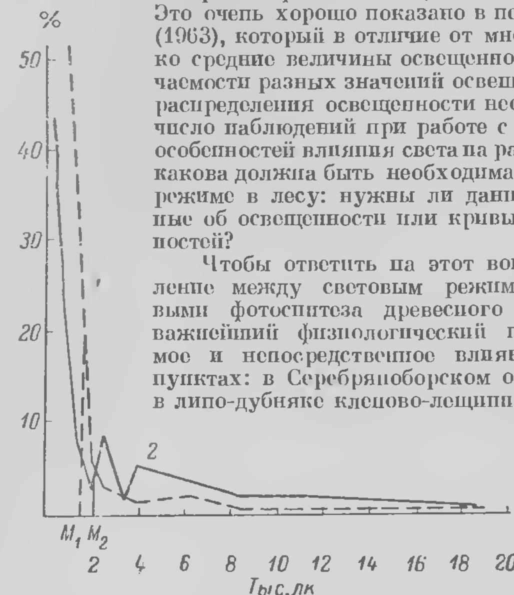


Рис. 2. Распределение освещенности под пологом леса.

1 — дубняк снытево-осоковый (Теллерман), *2* — липо-дубняк кленово-лещинный (Серебряный Бор); M_1 и M_2 — средние освещенности; *на оси абсцисс* — освещенность, *на оси ординат* — встречаемость.

Чтобы ответить на этот вопрос, мы попытались провести сопоставление между световым режимом под пологом леса и световыми кривыми фотосинтеза древесного подроста, поскольку фотосинтез — это важнейший физиологический процесс, на который свет оказывает прямое и непосредственное влияние. Исследования проводились в двух пунктах: в Серебряноборском опытном лесничестве Московской области в липо-дубняке кленово-лещинном и в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской области в дубняке снытево-осоковом. Древостой в первом пункте двухъярусный, сложного состава, с общей сомкнутостью крон 0.7—0.8. Возраст верхнего яруса 70 лет, высота 16—20 м. Состав древостоя: дуб *Quercus robur* L. с примесью липы *Tilia cordata* L., березы *Betula pendula* Roth и осины *Populus tremula* L. Сомкнутость 0.6. 2-й ярус средней высотой 10—12 м, состоит из тех же пород, что и 1-й ярус, с примесью клена *Acer platanoides* L. Сомкнутость крон 0.5. Подлесок, составляющий 3-й ярус, преимущественно из лещины *Corylus avellana* L., с сомкнутостью полога 0.7.

Во 2-м пункте исследования древостой одноярусный 30-летнего возраста, общей сомкнутостью 0.8—0.9, с господством дуба *Quercus robur* L. var. *cardiflora* Czern., при единичном участии ясеня *Fraxinus excelsior* L., кленов — остролистного *Acer platanoides* L. и полевого *Acer campestre* L., липы *Tilia cordata* и ильма *Ulmus scabra* Mill. Высота древостоя 11.5 м. Подлесок представлен единичными кустами лещины *Corylus avellana* L. и бересклета бородавчатого *Euonymus verrucosa* Scop.

Таким образом, древостои, в которых мы работали, были очень близки по сомкнутости и составу господствующих пород, но различались по возрасту, высоте и структуре. В обоих пунктах мы провели исследование световых кривых фотосинтеза древесного подроста 4—7-летнего возраста (в 1-м пункте — дуба и липы, во 2-м — дуба и ясеня), а также светового режима под пологом. На основании полученных данных была рассчитана разными способами средняя интенсивность фотосинтеза 1 кг сырых листьев древесного подроста и разница, которая получается при использовании для вычислений: интенсивности теневого света, средней интенсивности освещения, освещенности по кривой распределения.

Определение интенсивности фотосинтеза проводилось методом Л. А. Иванова и Н. Л. Коссович (1930, 1932) в ассимиляционной колбе объемом 6 л. Освещенность измерялась селеновым фотоэлементом типа Ю-16 с площадью приемной поверхности 45×50 мм². Работа проводилась в ясные дни в околополуденные часы (11—14), когда падающая радиация наиболее стабильна по интенсивности и спектральному составу, а количество бликов под пологом леса наиболее велико. Отсчеты по измерителю делали только при открытом солнечном диске. Точки наблюдений брали по прямой линии на расстоянии 1 м друг от друга с тем, чтобы получить случайное распределение освещенностей. Приемник располагали горизонтально на высоте 50 см над поверхностью почвы. В каждом пункте сделано около 1000 определений освещенности. Результаты наблюдений обрабатывали методом математической статистики (Леонтьев, 1961; Урбах, 1963).

ТАБЛИЦА 1

Расчет суммарной продукции фотосинтеза по кривой распределения[1]

средняя освещенность класса в тыс. лк	Липо-дубняк кленово-лещинный					Дубняк снытево-осоковый					
		липа		дуб				ясень		дуб	
	число случаев	интенсивность фотосинтеза (мг/г · час)	произведение интенсивности фотосинтеза на число случаев (мг/час)	интенсивность фотосинтеза (мг/г · час)	произведение интенсивности фотосинтеза на число случаев (мг/час)	средняя освещенность класса в тыс. лк	число случаев	интенсивность фотосинтеза (мг/г · час)	произведение интенсивности фотосинтеза на число случаев (мг/час)	интенсивность фотосинтеза (мг/г · час)	произведение интенсивности фотосинтеза на число случаев (мг/час)
0.23	433	1.2	520	1.3	564	—	—	—	—	—	—
0.82	217	1.9	414	2.1	455	0.80	520	0.8	416	2.0	1040
1.40	77	2.45	189	2.7	207	1.40	327	1.4	445	3.15	1030
2.00	34	2.6	89	3.0	102	2.00	61	2.0	122	3.7	236
2.57	85	2.7	230	3.3	282	2.57	29	2.3	67	3.95	115
3.17	12	2.7	33	3.5	42	3.17	14	2.6	36	4.4	62
3.97	50	2.7	135	3.7	185	3.97	14	3.0	42	4.8	67
5.85	40	2.7	108	3.8	152	5.85	19	3.3	63	5.0	95
8.18	19	2.7	51	3.9	74	8.18	9	3.5	32	5.0	45
11.70	23	2.7	62	3.9	90	11.70	2	3.6	7	5.0	10
18.70	10	2.7	27	3.9	39	18.70	5	3.6	18	5.0	25
Сумма		Число случаев	Продуктивность фотосинтеза	Число случаев	Продуктивность фотосинтеза			Число случаев	Продуктивность фотосинтеза	Число случаев	Продуктивность фотосинтеза
Ниже точки насыщения	—	761	1212	948	1989	—	—	993	1223	965	2550
Выше точки насыщения	—	239	646	52	203	—	—	7	25	35	175
Общая сумма	—	1000	1858	1000	2192	—	—	1000	1248	1000	2725

[1] Черта обозначает границу между случаями с освещенностью ниже и выше насыщающей.

Выводы

1. Для характеристики светового режима в лесу с точки зрения условий существования растений нижних ярусов, в частности продуктивности фотосинтеза, необходимо знать ряд распределения интенсивности света.

2. Расчет суммарной продукции фотосинтеза подроста по средней освещенности в лесу дает ошибку в сторону увеличения (14—43%) тем бо́льшую, чем выше теневыносливость (ниже точки светового насыщения) растения. Ошибка еще увеличивается при наступлении полуденной депрессии фотосинтеза.

3. Расчет суммарной продукции по освещенности затененных участков в сомкнутом лесу дает ошибку в сторону уменьшения до 15%, но меньшую, чем при расчете по средней освещенности.

Литература

Алексеев В. А. (1963). К методике измерения освещенности под пологом леса. Физиолог. раст., 10, 2. — Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1930). О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Журн. Русск. бот. общ., 15, 3. — Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1932). О работе ассимиляционного аппарата древесных пород, II. Бот. журн. СССР, 17, 1. — Леонтьев Н. Л. (1961). Техника статистических вычислений. — Пивоварова З. И. и Б. И. Гуляев. (1958). Актинометрические наблюдения в лесу. Тр. ГГО, 86. — Урбах В. Ю. (1963). Математическая статистика для биологов и медиков. — Evans G. E. (1956). An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands with particular reference to sunfleks. J. Ecology, 44, 2.— Whitmore T. C. a. G. K. Wong. (1959). Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. Malayan Forester, 22, 1.

Лаборатория лесоведения,
с. Успенское Московской области
и Всесоюзный научно-исследовательский институт светотехники,
Москва.

(Получено 5 III 1964).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.14 : 582.542.1 : 58.495 : 581.17

М. Г. Агаев

НОВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ ДВУРУЧЕК[1]

M. G. AGAYEV. NEW EXPERIMENTAL DATA ON THE BIOLOGICAL NATURE OF ALTERNATIVE PLANTS

Двуручки являются одной из интереснейших биологических групп цветковых растений. При весеннем посеве они быстро развиваются как и настоящие яровые, а при осеннем посеве зимуют почти так же успешно, как и озимые растения. Следовательно, у двуручек наблюдается как бы «сочетание в одном растении признаков озимого и ярового организма, что представляет большое теоретическое и практическое значение». (Цицин, 1954 : 211).

Двуручки впервые были обнаружены среди сортов пшеницы и ржи в XIX ст. (Дамав, 1842а, 1842б; Дарвин, 1868; Колесов, 1883; Körnicke, Werner, 1885; Werner, 1885; Богданов, 1890). Позже было доказано наличие двуручек у ячменя и овса (Регель, 1915). К настоящему времени выявлено значительное количество однолетних и многолетних видов травянистых растений, включающих наряду с другими формами и двуручки (Синская, 1946, 1948; Цицин, 1954; Скрипчинский, 1956а, 1956б, 1957а, 1959а, 1959б, 1960а, 1960б, 1960в, 1960г; Федоров, 1959, и др.). Сейчас с достаточным основанием можно считать, что двуручки имеют широкое распространение как среди дикорастущих, так и среди культурных растений.

В последнее десятилетие интерес к двуручкам чрезвычайно возрос, особенно у советских ученых, так как исследование их имеет большое значение для теории и практики. Так, оно позволяет глубже понять природу зимостойкости и причины успешной перезимовки многих типично яровых растений. Кроме того, двуручки обладают качествами, ценными в хозяйственном отношении. Например, двуручки хлебных злаков характеризуются высокой зимостойкостью (Лукьяненко-Попова, 1936; Гаркавый, 1953, 1954, 1956, 1963; Авакян, 1956, 1960) и устойчивостью к грибным болезням (Лукьяненко, 1948; Литовченко, 1952); при осеннем посеве они дают высокие и устойчивые урожаи.

Но, несмотря на исключительный теоретический и практический интерес, биологическая природа и причины высокой зимостойкости двуручек пока изучены очень слабо. О биологической природе двуручек нет единого мнения. По данному вопросу в биологической и сельскохозяйственной литературе нам удалось обнаружить следующие пять гипотез.

1. По Р. Регелю (1915) и А. К. Фляксбергеру (1927), двуручки — это зимующие яровые растения; многие исследователи защищают эту гипотезу (Разумов, 1954—1961; Stroun, 1955; Скрипчинский, 1956—1960; Petr, 1956, 1960; Агаев, 1958—1965, и др.).

2. По А. Л. Литовченко (1952), двуручки — полуозимые растения.

3. А. К. Федоров (1954—1963) считает, что двуручки — особая биологическая группа, отличная по типу развития как от яровых, так и от озимых растений.

4. По И. Ф. Лященко (1956, 1957), двуручки — особая биологическая группа, обладающая одновременно и озимостью и яровостью.

5. Гипотеза П. Ф. Гаркавого (1953—1963) — А. А. Авакяна (1956, 1960): двуручки — озимые растения, способные быстро проходить стадию яровизации на длинном дне при высокой температуре.

Разнобой в понимании природы двуручек в значительной степени является результатом того, что в понятия «озимые» и «яровые» растения исследователями часто вкладывается не одинаковый смысл. Это связано с использованием при классификации растений по типам развития двух неравноценных критериев: 1) потребность для

[1] Термин «двуручки» соответствует английскому «alternative plants», немецкому «Weschselpflanzen», французскому «plantes alternatives», испанскому «plantes bivalentes».

развития в пониженных температурах и 2) срок посева (для дикорастущих растений время появления всходов). На наш взгляд, для избежания ошибок при определении типов развития (озимого или ярового) у однолетников и многолетников следует применять только первый критерий, а именно: потребность в пониженных температурах. Растения, нуждающиеся для прохождения жизненного цикла в пониженных температурах, являются озимыми; растения же, которые для своего развития не нуждаются в пониженных температурах, являются яровыми. Как озимые, так и яровые растения могут высеваться или осенью, или весной. У дикорастущих озимых и яровых растений всходы могут появляться или осенью, или весной. Поэтому срок посева культурных растений или время появления всходов дикорастущих растений не могут служить критерием для определения их типов развития. Ниже понятия озимые и яровые растения употребляются нами в только что указанном смысле.

Из перечисленных гипотез, на наш взгляд, отражает действительность только гипотеза о типично яровой природе двуручек. Данная работа является попыткой ее дальнейшего обоснования.

До настоящего времени для выяснения биологической природы двуручек объектами изучения служили растения осеннего посева, но способные к быстрому развитию и при посеве весной. В результате возникли отмеченные выше гипотезы. В связи с этим с целью получения новых данных, необходимых для окончательного решения вопроса о биологической природе двуручек, мы считаем целесообразным использовать в качестве объектов исследования типично яровые формы растений весеннего посева, но способные перезимовывать при осеннем посеве. Путем изучения специфических особенностей развития и причин зимостойкости таких типично яровых форм растений можно получить материал, позволяющий раскрыть биологическую природу двуручек. При этом даже само выявление среди типично яровых растений форм, способных успешно перезимовывать при осеннем посеве, будет служить весьма убедительным доказательством яровой природы двуручек вообще.

В 1957—1961 гг. нами в условиях Дагестанской АССР изучалась биологическая природа ряда двуручек. В 1962—1963 гг. опыты были продолжены в Ленинграде. В качестве объектов исследования были использованы типично яровые сорта весеннего посева следующих видов: мягкой пшеницы *Triticum vulgare* Host (сорта: 'Грекум 289', 'Диамант', 'Лютесценс 62', 'Мильтурум 321', 'Прелюд' и 'Цирама'), кресс-салата *Lepidium sativum* L. (сорт 'Махачкалинский местный'), рапса *Brassica oleifera* Moench (сорт 'Посотонский'), сурепицы *Brassica campestris* L. (сорт из Китая, по каталогу ВИРа № 7), рыжика *Camelina sativa* Crantz (сорт ВНИИМК 17) и кориандра *Coriandrum sativum* L. (сорт 'Ахтынский местный'). Контролем служил сорт озимой мягкой пшеницы 'Лютесценс 329'. Опыты в Дагестане ставились в равнинной (г. Махачкала) и в горной (с. Ахты) зонах (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Климат г. Махачкалы и с. Ахты по многолетним данным (Гюль и др., 1959)

Географические пункты проведения опытов	Высота пункта над ур. м. (в м)	Средняя температура воздуха зимы (°С)	Наименьшее значение температуры воздуха (°С) (абсолютный минимум)	Продолжительность морозного периода (в днях)	Дата первого мороза	Дата последнего мороза	Среднее годовое количество осадков (в мм)
г. Махачкала	34	0.5	−25	131	17 XI	27 III	430
с. Ахты . .	1054	−1.1	−23	176	25 X	18 IV	335

Методика исследования заключалась в изучении возможности перезимовки (выживаемости) набора типично яровых сортов при paнneосеннем и позднеосеннем посеве. В г. Махачкале посевы производились в сентябре и ноябре, а в с. Ахты — в августе и октябре. Посев производился редкий, что позволило проводить точный учет количества подопытных растений перед зимой и количество перезимовавших — весной. Результаты опытов в г. Махачкале и в с. Ахты оказались сходными. Поэтому ниже приводятся краткие итоги более широкой серии опытов, проведенных и четырехкратно повторенных в г. Махачкале (табл. 2, 3, 4 и 5).

Как видно из табл. 2, типично яровые сорта мягкой пшеницы, постоянно высеваемые весной, по способности к перезимовке в условиях Дагестанской АССР образуют три группы, которые более четко выявляются при раннеосеннем посеве. Первую группу составляют сорта-двуручки, т. е. 'Мильтурум 321' и 'Цирама', не уступающие (или почти не уступающие) по способности к перезимовке озимому сорту 'Лютесценс 329'. Сорта второй группы ('Диамант' и 'Лютесценс 62') перезимовывают значительно хуже, чем сорта-двуручки. Третью группу образуют сорта 'Грекум 289' и 'Прелюд', которые плохо перезимовывают. Сорта последней группы при раннеосеннем посеве в некоторые годы совсем не перезимовывают.

ТАБЛИЦА 2

Перезимовка яровых мягких пшениц при различных сроках осеннего посева в г. Махачкале (средние данные за 1957—1961 гг.)

Сорт	Раннеосенний посев			Позднеосенний посев		
	количество растений осенью	количество перезимовавших растений	перезимовка растений (в %)	количество растений осенью	количество перезимовавших растений	перезимовка растений (в %)
'Лютесценс 329' (контроль)	503	503	100	484	484	100
'Мильтурум 321'	507	507	100	492	492	100
'Цирама'	488	457	94.2	470	470	100
'Диамант'	499	394	85.7	478	478	99.2
'Лютесценс 62'	490	269	56.0	510	495	97.1
'Грекум 289'	509	186	39.2	493	448	90.8
'Прелюд'	513	42	9.0	501	302	60.2

В опытах по получению озимых форм пшениц из яровых методом Т. Д. Лысенко в большинстве работ основным объектом служит сорт 'Мильтурум 321'.[1] Часть растений этого сорта в отличие от других сортов яровой мягкой пшеницы успешно перезимовывает даже в районах с суровой зимой при относительно раннем осеннем посеве. Например, 'Мильтурум 321' перезимовывает в Омской, Московской и Ленинградской областях (Трухинова, 1948, 1953; Федоров, 1955, 1959а; Омаров, 1956а, 1956б; Агаев, 1958, 1961). В свете данных табл. 2 становится понятным особое «поведение» сорта 'Мильтурум 321' при осеннем посеве в северных районах, так как он относится к сортам-двуручкам. Значительный интерес представляет и другой сорт-двуручка — 'Цирама'. Этот яровой сорт мягкой пшеницы получен Н. В. Цициным из пшенично-пырейного гибрида (№ 11 255), и он возделывается в условиях весеннего посева.

Опыты по изучению перезимовки яровых форм крестоцветных и кориандра (сем. зонтичные) в г. Махачкале проводились два года. Посевы производились в начале августа (летний посев) и в конце сентября (раннеосенний посев). Осень 1959 г. была короткой и относительно прохладной, а осенний период 1960 г. оказался очень продолжительным (он фактически продолжался до конца первой декады января 1961 г.) и очень теплым. В связи с этим в 1959 и 1960 гг. подопытные растения ушли под зиму в различном физиологическом состоянии и поэтому в неодинаковой степени перезимовали (табл. 3). В частности, подопытные растения зиму 1960 г. (абсолютная минимальная температура на поверхности почвы —18°) перенесли более успешно, чем зиму 1961 г. (абсолютная минимальная температура на поверхности почвы —11°). Это свидетельствует о решающей роли температурного режима не зимнего, а осеннего периода для перезимовки двуручек.

Как следует из табл. 3, рапс, кориандр, кресс-салат и сурепица успешно перезимовывают. Среди них рапс обладает выдающейся зимостойкостью: он на 100% перезимовывает даже при летнем посеве. Все эти культуры являются двуручками. В отличие от них рыжик перезимовал только в одном случае из четырех.

ТАБЛИЦА 3

Перезимовка яровых крестоцветных и кориандра при различных сроках посева

Подопытные культуры	Сроки посева и перезимовка (в %)			
	летний посев		раннеосенний посев	
	данные 1959—1960 гг.	данные 1960—1961 гг.	данные 1959—1960 гг.	данные 1960—1961 гг.
Рапс яровой	100	100	100	100
Кресс-салат	5.0	0.2	100	97.6
Сурепица яровая	44.6	33.3	100	68.0
Рыжик яровой	00.0	0.0	82.0	0.0
Кориандр яровой	66.8	45.0	100	79.7

[1] В. В. Скрипчинский (1957б) отмечает необходимость исследования специфических особенностей сорта 'Мильтурум 321', так как он в последнее время становится своего рода «растительной дрозофилой».

ТАБЛИЦА 4

Рост, развитие, концентрация клеточного сока и перезимовка яровых пшениц при осеннем посеве (посев 10 IX 1960)

Сорт	Высота (в см)				Точка роста стебля				Рост настоящего стебля				Перезимовка (в %)	Число перезимовавших растений с поврежденным главным стеблем (в % от числа выживших)	Концентрация клеточного сока листьев (в %) 12 I 1961	Фаза развития в момент наступления зимы (10 I 1961)
	общая высота растений		высота ложного стебля		этап дифференциации (по Куперман)		длина точки роста (в мм)		высота стебля (в мм)		число узлов на стебле					
	24 X 1960	4 XII 1960	24 X 1960	4 XII 1960	2 XII 1960	1 II 1961	2 XII 1960	1 II 1961	2 XII 1960	1 II 1961	2 XII 1960	1 II 1961				
'Лютесценс 329' (контроль)	18.7	21.0	3.8	4.6	II	II	0.1	0.5	0	0	0	0	100	0.0	11.4	Кущение
'Мильтурум 321'	28.0	34.0	8.0	8.4	III	IV	0.5	1.5	0	3	0	0	100	8.0	8.4	»
'Цирама'	24.6	29.6	4.5	7.4	III	IV	0.5	1.2	0	6	0	2	100	6.5	9.9	»
'Диамант'	29.6	35.2	6.4	10.3	IV	V	0.6	2.0	20	26	2	4	96.0	70.8	5.6	Начало выхода в трубку
'Лютесценс 62'	30.4	41.5	6.7	12.3	IV	V	0.9	3.0	26	40	2	4	95.5	93.0	4.8	То же
'Грекум 289'	34.8	38.7	8.7	9.6	V	VI	1.5	4.0	40	95	3	5	45.6	85.7	—	Массовый выход в трубку
'Прелюд'	30.0	44.6	10.1	15.1	VI	VII	5.0	7.0	135	180	4	6	4.6	100	—	То же

С целью раскрытия причин высокой зимостойкости сортов-двуручек яровой пшеницы изучались особенности роста и развития, а также определялась (рефрактометром) концентрация клеточного сока у растений подопытных сортов в осенний период (табл. 4). Итоги этих опытов показали, что сорта яровой пшеницы резко отличаются друг от друга по интенсивности роста и развития, а также по концентрации клеточного сока листьев. В частности, растения сортов-двуручек ('Мильтурум 321' и 'Цирама') в осенний период растут и развиваются медленно и, судя по концентрации клеточного сока, накопляют в тканях большой запас «защитных веществ» (сахара и т. п.). Эти особенности их развития благоприятствуют закаливанию растений к морозу и успешной перезимовке. У растений сортов II группы ('Диамант' и 'Лютесценс 62') по сравнению с сортами-двуручками процессы роста и развития протекают более быстрыми темпами. Однако наиболее интенсивно в осенний период растут и развиваются растения сортов III группы ('Грекум 289' и 'Прелюд'), что является основной причиной их плохой перезимовки.

Как известно, интенсивность роста и глубина закаливания у озимых растений находятся в зависимости от онтогенетического развития (Туманов, 1940, 1951, 1960, и др.).

Результаты наших наблюдений позволяют считать, что у яровых пшениц и других хлебных злаков возможность успешной перезимовки также в значительной степени обусловлена спецификой развития растений в осенний период. В частности, у растений сортов-двуручек яровых хлебных злаков в осенний период резко затормаживаются процессы генеративного развития (табл. 4). Однако перезимовка двуручек зависит не только от торможения развития. У них в тканях при низких температурах накапливаются большие запасы растворимых сахаров (Кружилин, 1963), необходимых для развития морозостойкости, что можно рассматривать как биохимическую адаптацию к перезимовке.

Наблюдения за ростом, развитием и перезимовкой яровых крестоцветных позволили обнаружить среди них два типа двуручек. У первого типа двуручек (кресс-салат, сурепица яровая) растения успешно могут перезимовывать только в фазе розеток, т. е. здесь, как у яровых злаков, для перезимовки обязательно необходимо торможение процессов роста и развития в осенний период. У второго типа двуручек нет четкой зависимости процессов закаливания и перезимовки от роста и развития растений в осенний период. Двуручки этого типа успешно перезимовывают в фазах розетки, бутонизации, цветения и даже в фазе начала плодообразования. Так, например, в наших опытах в Махачкале рапс яровой, а в Ленинграде типично яровые формы резушки Таля *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. перезимовали независимо от достигнутого перед зимой этапа развития растений. Правда, растения в фазах цветения и плодообразования перезимовывают немного хуже, чем в фазах розеток и бутонизации. Таким образом, торможение роста и развития растений в осенний период не является чертой, обязательной для всех двуручек.

Двуручки второго типа имеются и среди многолетников. Примером может служить *Hutchinsia alpina* (L.) R. Br. Она обладает яровым типом развития (в условиях теплицы цветет в первый год), но зимует с бутонами, цветками и незрелыми плодами даже в условиях Крайнего Севера.[1] По-видимому, двуручки второго типа довольно широко распространены. Как известно, в высокогорных зонах и в районах Крайнего Севера зимнезеленые растения многих видов хорошо зимуют с бутонами и цветками. Биологическая природа (тип развития) этих растений еще не изучена, но мы убеждены, что они, как правило, являются двуручками второго типа. Есть основание считать, что двуручки второго типа имеются и среди самых обычных сорняков, так как у многих из них (ярутка полевая, пастушья сумка, однолетний мятлик, полевые анютины глазки и др.) «зимуют не только розетки, но и взрослые стебли с бутонами, цветами и незрелыми плодами» (Кожевников, 1950 : 190). Самое замечательное, что двуручки второго типа не имеют каких-либо заметных внешних приспособлений, указывающих на их изумительную зимостойкость; вероятно, последняя объясняется особыми свойствами их протоплазмы и клеточного сока.

Следующим этапом исследования было выявление «внутреннего механизма», обеспечивающего высокую зимостойкость двуручек. Для выяснения данного вопроса объектами изучения служили двуручки первого типа, у которых имеется прямая связь между скоростью процессов онтогенетического развития в осенний период и зимостойкостью. Поэтому задача заключалась в раскрытии причин неодинаковой скорости развития растений различных сортов яровой пшеницы в осенний период. С этой целью ставились две серии опытов по фотопериодизму. В первой из них растения подопытных сортов выращивались на коротком 12-часовом дне (с мая до декабря). В этом опыте растения сортов-двуручек ('Мильтурум 321' и 'Цирама') совсем не выколосились. Из растений сортов II группы выколосилась лишь часть ('Диамант' — 46.9%; 'Лютесценс' — 68.6%). У сортов III группы ('Грекум 289' и 'Прелюд') выколосились все растения. Следовательно, сорта-двуручки обладают наиболее резко выраженной длиннодневной фотопериодической реакцией, поэтому они очень сильно реагируют на короткий день. При осеннем посеве растения сортов-двуручек оказываются в условиях естественного короткого дня. В связи с этим у них очень медленно

[1] Сведения о гутчинзии любезно сообщил нам научный сотрудник Полярно-альпийского ботанического сада Кольского филиала АН СССР Г. Н. Андреев.

протекают процессы развития, что в свою очередь снижает интенсивность роста, создает благоприятные условия для закаливания к морозам и перезимовки.

Ряд литературных данных также свидетельствует о зависимости перезимовки многих видов растений от их фотопериодической реакции (Мошков, 1929—1930, 1935, 1961; Tysdal, 1933; Rudorf, 1938; Синская, 1946, 1948; Якушева, 1946; Разумов, Олейникова, 1949; Шульц, 1949; Душечкин, 1952; Васильев, 1953, 1956; Разумов, 1954—1961; Федоров, 1954—1963; Капралова, 1955; Stroun, 1955; Скрипчинский, 1956—1960; Разумов, Зайцева, 1958; Олейникова, 1958; Hänsel, 1959, и др.).

Во второй серии опытов по фотопериодизму три сорта яровой пшеницы ('Мильтурум 321', 'Диамант' и 'Грекум 289') и один сорт озимой пшеницы ('Лютесценс 329') были посеяны осенью на световой площадке, где растения с момента появления всходов и до наступления морозов получали 24-часовое освещение (табл. 5). Это, как и ожидалось, привело к резкому ускорению процессов развития растений яровых пшениц, к выходу их в трубку в осенний период и 100%-й гибели при раннем сроке посева. При позднем сроке посева в связи с более низкой температурой и менее продолжительным воздействием 24-часовым освещением развитие растений яровых сортов протекало сравнительно медленно. При этом у скороспелого сорта 'Грекум 289' все растения успели пройти световую стадию, вышли в трубку и погибли на 100%. Массовый выход в трубку имел место у среднеспелого сорта 'Диамант' (перезимовало 7.9%). У позднеспелого сорта-двуручки 'Мильтурум 321', обладающего более продолжительной световой стадией, осенью только у единичных растений началась фаза выхода в трубку. Основная же масса растений этого сорта успешно перезимовала (70.0%) в фазе кущения. Растения озимого сорта 'Лютесценс 329' не реагировали на 24-часовое освещение в осенний период и перезимовали на 100% при обоих сроках посева.

ТАБЛИЦА 5

Перезимовка пшениц, находившихся в осенний период в условиях 24-часового освещения (средние данные за 1957—1961 гг.)

Сорт	Ранпеосенний посев			Позднеосенний посев		
	количество растений осенью	количество перезимовавших растений	перезимовка (в %)	количество растений осенью	количество перезимовавших растений	перезимовка (в %)
'Лютесценс 329'	212	212	100.0	208	208	100.0
'Мильтурум 321'	208	—	0.0	200	140	70.0
'Диамант'	210	—	0.0	205	16	7.9
'Грекум 289'	220		0.0	210	—	0.0

В 1960 г. был проведен дополнительный опыт по фотопериодизму с яровой сурепицей. Посев был произведен в начале августа. Контрольные растения находились на естественном дне, опытные получали 24-часовое освещение. Растения контрольного варианта (за исключением единичных) перед зимой находились в вегетативной фазе развития, растения опытного варианта — в генеративной фазе развития. Погибли: в контроле — 55.4%, на 24-часовом дне — 100%.

Результаты этих опытов по фотопериодизму еще раз убедительно свидетельствуют о прямой зависимости перезимовки растений двуручек первого типа от их резко выраженной длиннодневной фотопериодической реакции. Благодаря этой реакции развитие растений в осенний период резко затормаживается, световая стадия не завершается, поэтому генеративная фаза развития не наступает. Все эти черты двуручек являются адаптациями, обеспечивающими им возможность успешной перезимовки.

Пока мы не располагаем фактическим материалом, раскрывающим значение фотопериодической реакции для перезимовки двуручек второго типа (яровой рапс, резушка Таля и др.). Однако нет оснований и для отрицания приспособительного значения фотопериодической реакции в зимостойкости двуручек второго типа, так как все они, как и двуручки первого типа, являются длиннодневными растениями. Далеко не случайно это совпадение способности к перезимовке с длиннодневным типом фотопериодической реакции. Вообще между длиннодневностью и зимостойкостью (или холодостойкостью), по-видимому, существует тесная связь. Так, А. И. Потапенко (1947, 1949) полагает, что в основе происхождения фотопериодической реакции лежит тип температурной приспособленности растений. Этот автор пишет, что фотопериодическая реакция зависит «от способности или неспособности растений перезимовывать с зелеными органами . . . Именно разница в реакции на температурные условия обусловливает в порядке корреляции фотопериодический дуализм растений» (1949 : 1201). Действительно, о связи фотопериодической реакции с приспособленностью к температуре свидетельствует ряд фактов. Например, растения короткого дня — теплолюбы, а длинного дня — нет; зимующие с зелеными органами формы растений (озимые, полуозимые и двуручки) имеются только у длиннодневных растений и, наконец, среди короткодневных нет ни одного вида, требующего яровизации (Туманов, 1947; Чайлахян, 1958).

Связь длиннодневного типа фотопериодической реакции и зимостойкости настолько очевидна, что с достаточным основанием длиннодневность у растений можно рассматривать и как приспособление к перезимовке. Отсюда можно сделать вывод принципиального значения, а именно: все длиннодневные травянистые виды растений обладают потенциальной способностью к перезимовке с зелеными органами в районах с холодными зимами. Причем эти зимующие растения могут быть как озимыми, так и двуручками (яровыми). На наш взгляд, дифференциация вида у травянистых длиннодневных растений на незимующие и зимующие формы подчиняется «закону гомологических рядов в наследственной изменчивости» Н. И. Вавилова (1920, 1922, 1935). Поэтому можно предвидеть нахождение этих параллельных экологических форм в пределах всех видов длиннодневных травянистых растений, даже независимо от степени их филогенетического родства. Причиной этого является общность фотопериодической реакции, которая обусловливает целый комплекс сходных и скоррелированных биохимических, физиологических и экологических признаков у видов разных таксономических групп. Следовательно, если у тех или иных длиннодневных видов неизвестны зимующие формы, то при детальном исследовании структуры вида они могут быть найдены. В том случае, если зимующих форм в составе этих видов не окажется, то их можно получить экспериментальным путем.

Этот вывод о потенциальной способности растений всех длиннодневных видов к успешной перезимовке с зелеными органами имеет существенное значение для сельского хозяйства. Дело в том, что сорта большинства однолетних сельскохозяйственных растений выращиваются только путем весеннего посева. Однако сорта, высеваемые осенью, как правило, значительно более урожайны (конечно при условии хорошей зимовки) и созревают раньше, чем сорта, высеваемые весной. В связи с этим создание высокозимостойких озимых сортов или сортов-двуручек для осеннего посева может служить весьма перспективным способом резкого повышения урожайности ряда культур в настоящее время являющихся яровыми. Селекция в направлении «озимизации» яровых культур перспективна и для некоторых кормовых, лекарственных и декоративных растений. Убедительным подтверждением сказанного может служить недавнее создание в СССР впервые в истории мировой селекции высокозимостойких сортов-двуручек гороха полевого *Pisum arvense* L. Эти сорта имеют большое значение для сельского хозяйства, даже при использовании в качестве промежуточной культуры, до момента посева яровых культур (высеваемых поздней весной) они дают до 400 ц/га и больше богатой белками вегетативной массы, и сверх того оставляют в почве до 100 кг/г азота (Школьникова, 1959; Величко, Чуриков, 1963; Михайлов, 1963; Елсуков, Юшонкова, 1963, и др.).

Результаты наших опытов по выявлению и изучению двуручек среди типично яровых сортов, высеваемых весной, у ряда видов сельскохозяйственных растений убедительно говорят в пользу гипотезы о яровой природе двуручек. Но, несмотря на яровую природу, двуручкам свойственна довольно высокая зимостойкость.

Вышеизложенный материал представляет ценность как доказательство того, что зимостойкость не является свойством только озимых форм растений; она также характерна для многих яровых форм-двуручек. Следовательно, двуручки составляют особую (зимующую с зелеными листьями) биологическую группу среди яровых форм растений. Вот почему их нельзя рассматривать ни как полуозимые, ни как озимые формы.

Двуручки действительно обладают многими адаптивными чертами, характерными и для озимых форм (торможение роста и развития в осенний период, стелющаяся форма куста или розетки, зимостойкость и т. п.). Тем не менее это сходство базируется на принципиально различной природе, так как оно, очевидно, имеет конвергентное происхождение.

Некоторые исследователи (Чайлахян, 1958; Зарубайло, 1959, и др.) двуручки, без каких-либо оговорок, рассматривают как переходные формы между озимыми и яровыми растениями. В этой точке зрения содержится доля истины, однако с ней в целом невозможно согласиться из-за ее неопределенности. Ведь тогда получается, что по типу развития двуручки нельзя считать ни яровыми, ни озимыми формами. В действительности, как показано выше, двуручки обладают яровым типом развития, хотя они способны успешно переносить зиму (в виде растений с надземными органами), как и озимые формы.

В связи с этим среди растений с яровым типом развития по их способности переносить зиму следует различать две биологические группы: зимующие яровые (или двуручки) и незимующие яровые. Среди зимующих растений с озимым типом развития также можно различать две биологические группы: типично озимые и полуозимые (или слабоозимые). У полуозимых растений, в отличие от типично озимых, потребность в низких температурах выражена слабее, поэтому они при ранневесеннем посеве (у дикорастущих форм при появлении всходов ранней весной) в некоторых районах с большим запаздыванием могут проходить генеративную фазу развития в течение одного вегетационного сезона. Таким образом, типично озимые и незимующие яровые растения составляют лишь крайние биологические группы двух биологических типов растений и двуручки и полуозимые имеют переходный характер, но они представляют собой различные биологические группы. Во-первых, они относятся к разным биологическим типам растений: двуручки — к яровому, полуозимые — к озимому; во-вторых, они являются переходными звеньями между типично озимыми и незимующими яровыми, а не между озимыми и яровыми вообще. Вот почему интерпретация двуручек как переходных форм вообще, без конкретизации их типа развития

и причин морозостойкости, может только запутать вопрос о биологической природе этой интереснейшей группы растений.

С. С. Шаин (1960 : 22) считает, что двуручки правильнее было бы называть «ярово-озимыми». Нам думается, что данное название нельзя признать удачным, так как оно не отражает адекватно природу двуручек. Этот термин «ярово-озимые» не является ни лучшим, ни новым. Например, автор одной из первых отечественных работ о двуручках П. Дамав (1842а, 1842б) уже пользовался однотипным термином «озимо-яровые».

Итак, в понимании биологической природы двуручек в науке нет единства, что свидетельствует о необходимости всестороннего исследования этой своеобразной биологической группы растений.

Наряду с дальнейшим выяснением биологической природы двуручек следует изучить распространенность и многообразие их типов, необходимы также исследования по экспериментальному получению двуручек у тех видов, у которых они отсутствуют.

Выводы

1. Среди некоторых типично яровых сельскохозяйственных культур весеннего посева (яровая пшеница, кресс-салат, рапс, кориандр и т. п.) имеются высокозимостойкие формы, т. е. двуручки. Это может служить весьма убедительным доказательством яровой биологической природы двуручек.

2. Результаты экспериментов позволяют высказать гипотезу о существовании как у однолетников, так и у многолетников двуручек двух типов. У двуручек первого типа (пшеница, кресс-салат и др.) зимостойкость обусловлена торможением онтогенетического развития растений в осенний период и накоплением большого запаса «защитных веществ». Двуручки второго типа (рапс, арабидопсис и др.) зимуют почти независимо от фазы развития.

3. Все двуручки являются длиннодневными растениями. На этом основании можно считать, что зимостойкость двуручек основана на длиннодневной фотопериодической реакции. Это пока экспериментально доказано только для двуручек первого типа, у которых благодаря резко выраженной длиннодневной фотопериодической реакции в осенний период затормаживается развитие.

Литература

Авакян А. А. (1956). О биологической природе так называемых двуручек.
Изв. АН СССР, сер. биолог., 2.— Авакян А. А. (1960). О биологической природе
двуручек. Агробиолог., 1.— Агаев М. Г. (1958). Морфобиологическая неоднородность
внутри сортов хлебных злаков. Диссерт. ЛГУ.— Агаев М. Г. (1961). К вопросу
об отборе растений в пределах чистолинейных сортов яровой мягкой пшеницы при
первичном осеннем посеве. Уч. зап. Дагестанск. гос. унив., Биолог. науки, VII,
ч. 2.— Агаев М. Г. (1965). Исследование естественного отбора у яровых пшениц.
Бот. журн., 50, 6.— Богданов С. М. (1890). Пшеница юго-западного края.
Сельск. хоз. и лесоводст., CLXIV, отд. 2.— Вавилов Н. И. (1920). Закон гомоло-
гических рядов в наследственной изменчивости. Тр. III Всероссийск. селекцион.
съезда в Саратове.—(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. (1922). The law of homologous
series in variation. J. Genetics, 12, 1.— Вавилов Н. И. (1935). Закон гомологических
рядов в наследственной изменчивости.— Васильев И. М. (1953). Зимостойкость
растений.— Васильев И. М. (1956). Зимовка растений.— Величко Е.
и И. Чуриков. (1963). Зимующий горох. Зернобобовые культуры, 4.— Гарка-
вый П. Ф. (1953). Агросоветы по возделыванию озимого ячменя Одесский 17.—
Гаркавый П. Ф. (1954). Озимый ячмень Одесский 17, его преимущества и спо-
собы возделывания.— Гаркавый П. Ф. (1956). Возделывание озимого ячменя
Одесский 17.— Гаркавый П. Ф. (1963). Изучение биологических особенностей
двуручек ячменя. В сб.: За развитие мичуринской агробиологической науки.—
Гюль К., С. Власова, И. Кисин, А. Тертеров. (1959). Физическая
география Дагестанской АССР.— Дамав П. (1824а). Дамава озимо-яровая рожь.
Земледельч. газета. 17-е полугодие, 69.— Дамав П. (1842б). Озимо-яровая рожь.
Земледельч. газета. 17-е полугодие, 81.— Дарвин Ч. (1951). Изменения домашних
животных и культурных растений. Соч., 4.— Душечкин В. И. (1952). О биоло-
гических причинах, определяющих зимостойкость многолетних злаковых трав.
ДАН СССР, 85. 1.— Елсуков М. П., Н. П. Юшонкова. (1963). О превра-
щении ярового гороха в зимующий. В сб.: Новое в методике селекции кормовых бо-
бов, гороха и вики.— Зарубайло Т. Я. (1959). Экспериментальное превраще-
ние яровых растений в озимые и вопрос о гетерозиготности исходного материала.
В сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, 2.—
Капралова Т. И. (1955). Исследование особенностей стадийного развития крас-
ного клевера. Диссерт. — Кожевников А. В. (1950). Весна и осень в жизни
растений.— Колесов А. (1883). О сортах культурных растений, разводимых
в России. Зап. имп. общ. сельск. хоз. южн. России, отд. 2.— Кружилин А. С.
(1963). Накопление сахаров у озимых, «двуручек» и яровых пшениц при пониженных
температурах. Физиолог. раст., 10, 3.— Куперман Ф. М. (1956). Биологические
основы культуры пшеницы, ч. 3.— Литовченко А. Л. (1952). Пшеницы-дву-
ручки на Украине. Селекц. и семеновод., 6.— Лукьяненко П. П. (1948). Изме-
нение природы сортов озимой и яровой пшеницы путем изменения условий прохо-

ждения стадии яровизации. Агробиология, 2.— Лукьяненко-Попова П. А.
(1936). Изучение зимостойкости озимого ячменя на разных стадиях развития. Яро-
визация, 5.— Лященко И. Ф. (1956). О направленном изменении природы пше-
ниц и ячменей.— Лященко И. Ф. (1957). К вопросу о природе пшениц-двуручек.
Уч. зап. Ростовск. н/Д унив., 58.— Михайлов Н. (1963). Зимующий горох.
Колх.-совх. произв. Молдавии, 2.— Мошков Б. С. (1929—1930). О фотопериодизме
у некоторых древесных пород. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23.— Мош-
ков Б. С. (1935). Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений.
Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 3,6. — Мошков Б. С. (1961). Фотопе-
риодизм растений.— Олейникова Т. В. (1958). Особенности развития
хлебных злаков. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 33, 1.—Омаров Д. С.
(1956а). Изменение яровых мягких пшениц в озимые в условиях Лен. обл.,
диссерт. ВИР, Л.— Омаров Д. С. (1956б). О природе единичных растений
яровой пшеницы, перенесших первую зимовку. Агробиология, 3.— Пота-
пенко А. И. (1947). О происхождении фотопериодической реакции и случаях
ее приспособительного значения. ДАН СССР, LVII, 9.— Потапенко А. И.
(1949). Исследование фотопериодизма 80 дикорастущих и сорных видов растений.
ДАН СССР, LXVI, 6.— Разумов В. И. (1954). Среда и особенности развития
растений.— Разумов В. И. (1957). К итогам исследований по теории стадий-
ного развития. Агробиология, 5.— Разумов В. И. (1958). Новое в теории ста-
дийного развития. Биолог. в школе, 1.— Разумов В. И. (1959). Современное
состояние теории стадийного развития растений.— Разумов В. И. (1961). Среда
и развитие растений.— Разумов В. И., Л. А. Зайцева (1958). Особенности
развития многолетних трав. Бюл. ВИРа, 4.— Разумов В. И., Т. В. Олейни-
кова. (1949). Отзывчивость стандартных сортов озимой и яровой пшеницы на яро-
визацию и длину дня. В сб. Тр. Пушкинск. лабор. ВИРа.— Регель Р. (1915).
Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие
его существования. Тр. Бюро по прикл. бот., 8,4—5.— Синская Е. Н. (1946).
К вопросу о «растительной конституции» и выражающих ее признаках. Журн. общ.
биолог., 7, 2.— Синская Е. Н. (1948). Динамика вида.— Скрипчин-
ский В. В. (1956а). Некоторые особенности стадийного развития различных сортов
ячменя, обеспечивающие возможность их перезимовки. ДАН СССР, 109, 6.— Скрип-
чинский В. В. (1956б). Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения
И. В. Мичурина. II. Эволюция, «стадийность» и жизненные фазы растений. Бюл. МОИП,
отд. биолог., 61, 5.— Скрипчинский В. В. (1957а). Приспособительные ре-
акции, регулирующие процессы развития высших растений. Тез. докл. 2-го делег.
съезда ВБО, 2.— Скрипчинский В. В. (1957б). Еще раз о превращении ози-
мых злаков в яровые и яровых в озимые в свете учения Ч. Дарвина. Бот. журн., 4.—
Скрипчинский В. В. (1959а). Биологические особенности и перспективы
использования яровых и озимых форм многолетней ржи. ДАН СССР, 129, 3.— Скрип-
чинский В. В. (1959б). Приспособительные реакции, регулирующие процессы
роста и развития растений, в свете общих закономерностей онтогенеза. В сб.: Итоги
и перспективы исследований развития растений.—Скрипчинский В. В. (1960а).
Особенности развития и зимостойкость некоторых яровых сортов пшеницы в связи
с их фотопериодической реакцией. ДАН СССР, 130, 4.— Скрипчинский В. В.
(1960б). Приспособительное значение фотопериодической реакции некоторых зла-
ков и ее эволюционное возникновение. В сб.: Вопросы ботаники, 3.— Скрипчин-
ский В. В. (1960в). Приспособления многолетних кустовых злаков к перенесению
зимних морозов и летней засухи. В сб.: Физиология устойчивости растений.—
Скрипчинский В. В. (1960г). Фотопериодическая реакция побегов отрастания
многолетних кустовых злаков на сокращающийся летне-осенний день и ее значение
для перезимовки растений. Тр. Ставропольск. с.-х. инст., 9.— Трухинова А. Т.
(1948). О морозоустойчивости пшеницы в Сибири. Тр. Инст. генет. АН СССР, 16.—
Трухинова А. Т. (1953). Значение сроков посева при изменении яровой пшеницы
в озимую. Агробиология, 1.— Туманов И. И. (1940). Физиологические основы
морозостойкости культурных растений.— Туманов И. И. (1947). Развитие иссле-
дований по фотопериодизму растений и их современное состояние. Тр. Инст. физиолог.
раст. АН СССР, 5, 2.— Туманов И. И. (1951). Основные достижения советской
науки в изучении морозостойкости растений.— Туманов И. И. (1960). Причины
гибели растений в холодное время года и меры ее предупреждения.— Федо-
ров А. К. (1954). К вопросу о биологии развития ячменя Паллидум 17 («Двуручка»).
ДАН СССР, XCVIII, 5.— Федоров А. К. (1955). Биология развития некоторых
зимующих растений и их экспериментальное получение из яровых. Диссерт. Инст.
генет., М.— Федоров А. К. (1956а). О биологии развития растений двуручек
и их экспериментальном получении. Журн. общ. биолог.. 17, 6.— Федоров А. К.
(1956б). Некоторые особенности световой стадии озимых растений в связи с их зи-
мостойкостью. ДАН СССР, 107, 4.— Федоров А. К. (1956в). О световой стадии
зимующих злаковых растений. Тр. Инст. генет. АН СССР, 23.— Федоров А. К.
(1958). Некоторые данные по биологии развития растений-двуручек. В сб.: Дости-
жения биолог. науки.— Федоров А. К. (1959а). Двуручки и изменение растений
под влиянием внешних условий. В сб.: Наследственность и изменчивость растений,
животных и микроорганизмов, 2.— Федоров А. К. (1959б). Особенности развития
зимующих растений.— Федоров А. К. (1960). Особенности развития растений-
двуручек в связи с их зимостойкостью. В сб.: Физиология устойчивости растений.
—Федоров А. К. (1963). Особенности развития зимующего гороха. Зернобобовые

культуры, 10.— Ф л я к с б е р г е р А. К. (1927). Пшеницы-двуручки. Изв. Инст. опытн. агрономии, 3—4.— Ц и ц и н Н. В. (1954). Отдаленная гибридизация растений.— Ч а й л а х я н М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений.— Ш а и н С. С. (1960). Свет и развитие растений.— Ш к о л ь н и к о в а Т. А. (1959). Культивирование зимующего гороха в Молдавии. Земледел. и животновод. Молдавии, 8.— Ш у л ь ц Г. Э. (1949). Роль длинного дня в снижении зимостойкости красного клевера. ДАН СССР, 66, 4.— Я к у ш е в а Е. (1946). Морозостойкость клевера и люцерны в связи с условиями выращивания растений в предшествующий вегетационный период. Докл. совещ. по физиолог. раст., 2.— H ä n s e l H. (1959). Vernalisationsverfahren und Vernalisationsprozess in ihren Beziehungen zur Kälteresistenz bei Getreide. Zeitschr. Pflanzenzucht., 41, 1.— K ö r n i c k e F., H. W e r n e r. (1885). Handbuch des Getreidebaues.— P e t r J. (1956). Nékteré zvláštnosti biologie českých přesivek. Sbornik Vysoke školy zemědělskév Praze.—P e t r J. (1950). Biologie českých přesivek. I. Studium fyziologické rodstaty přesivkovosti. Sbornik Československe Akademie zemědělských věd. Rostlina vyroba, 6 (XXXIII), Cislo II.— R u d o r f W. (1938). Keimstimmung und Photoperiode in ihrer Bedeutung für die Kälteresistenz. Züchter, 9/11.—S t r o i n M. (1955). A propos du photostade du blé. «Fylgia». Bull. Soc. Bot. France, 102, 7—8.— T y s d a l H. M. (1933). Influence of light, temperature and soil moisture on the hardening process in alfalfa. J. Agr. Res., 46, 6.— W e r n e r H. (1885). Die Sorten und der Anbau des Getreides.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 20 I 1964).

УДК 581.11 : 58.032.3 : 536.495 : 581.17

И. Г. Завадская и Е. И. Денько

ВЛИЯНИЕ ОБЕЗВОЖИВАНИЯ НА ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

С 5 рисунками

I. G. ZAVADSKAYA AND E. I. DENJKO. THE EFFECT OF DEHYDRATION ON THE THERMOSTABILITY OF PLANT CELLS

В ряде исследований было показано, что в ответ на действие супероптимальных температур растительные клетки повышают свою устойчивость к нагреву. Это явление, названное В. Я. Александровым тепловой закалкой, было обнаружено как в эксперименте (Александров, 1956; Александров и Фельдман, 1958; Лютова, 1958, 1962; Кислюк, 1962; Шухтина, 1964, и др.), так и в природных условиях (Александров и Язкулыев, 1961; Lange, 1961; Шухтина, 1962; Язкулыев, 1964а, 1964б). В естественных условиях действие высоких температур часто сопровождается засухой. Возникает вопрос, какое влияние оказывает водный дефицит на теплоустойчивость клеток, не является ли подсушивание клеток одной из причин увеличения теплоустойчивости при высоком напряжении температурного и водного факторов в среде. В литературе по этому вопросу имеются разногласия. В работах ряда авторов (Just, 1877; Schneider-Orelly, 1910; Edlich, 1936; Biebl, 1939; Christophersen u. Precht, 1950, 1953; Zobl, 1950; Haltern, 1952; Lange, 1955; Biebl, 1962) было обнаружено повышение терморезистентности клеток низших растений и семян высших растений при обезвоживании. Заппер (Sapper, 1935) наблюдала бо́льшую стойкость к нагреву растений из сухих мест, чем из влажных. А. Хлебникова (1934) и О. М. Гладышева (1963) установили более высокий порог коагуляции протоплазмы у растений подсушенных в сравнении с насыщенными водой. Хаммуда и Ланге (Hammouda u. Lange, 1962) показали, что при снижении содержания воды в клетках листьев высших растений устойчивость к нагреву увеличивается.

С другой стороны, имеются данные, свидетельствующие об отсутствии корреляции между степенью оводненности и теплоустойчивостью клеток (Konis, 1949; Антипов, 1961; Завадская, 1963). Много противоречивых данных в работах, где обезвоживание достигалось с помощью плазмолитиков (Kaho, 1924; Döring, 1933; Bogen, 1948, и др.). Причиной этих противоречий, по-видимому, является комплексное влияние на теплоустойчивость протоплазмы обезвоживания и самого плазмолитика, различные в условиях разных опытов.

Знакомство с литературой показало, что в работах, касающихся проблемы теплоустойчивости клеток высших растений при дегидратации, нет анализа причин изменения устойчивости в условиях эксперимента.

В настоящей работе приводится материал, вскрывающий один из источников противоречий в данных разных авторов о влиянии дегидратации на теплоустойчивость растительных клеток. В этой статье представлены также результаты исследования природы тех изменений в клетках, которые наступают при водном дефиците и приводят к повышению их устойчивости к действию различных агентов.

Материал и методика

Для исследования было взято 19 видов растений, из них 16 произрастает в открытом грунте и оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде: *Nymphaea rubra* L., *Hedera helix* L., *Ruscus aculeatus* L., *R. hypoglossum* L., *Tradescantia fluminensis* Vell., *Agropyrum repens* L., *Bromus inermis* L., *Dactylis glomerata* L., *Elymus arenarius* L., *Festuca sulcata* Hack., *Stipa capillata* L., *Arabis alpina* L., *A. caucasica* Wall., *Veronica prostrata* L., *Campanula persicifolia* L., *Campanula carpatica* Jacq. 3 вида растений выращивались из семян: *Beta vulgare* L., была высеяна на грядки, *Hordeum satium* L., сорт 'Краснодарский 2929', и *Panicum miliaceum* L., сорта 'Саратовское' и 'Минское' высевались по 20 штук в глиняные горшки емкостью 1.5 кг почвы. Ячмень и просо выращивались до фазы третьего листа. Исследования проводились на листьях,[1] подсушенных после отделения от растения, и на листьях, которые были дегидратированы в результате действия почвенной засухи. В первом случае потеря воды происходила относительно быстро. Листья находились при комнатной температуре от 3 до 6 часов на воздухе или в эксикаторе над концентрированной серной кислотой, в зависимости от скорости отдачи воды клетками. Количество потерянной воды определялось взвешиванием листа на торзионных весах до и после высушивания. Контрольные листья в течение этого времени находились во влажной камере. Второй метод дегидратации, длительный, осуществлялся путем прекращения полива растений. Начиная от первых видимых признаков потери тургора, в подвядшем состоянии растения находились 4 дня.[2] За это время они теряли 36—40% воды. При такой постановке опыта у контрольных и опытных листьев количество воды на единицу абсолютно сухого вещества определялось по разнице между первоначальным весом и весом после высушивания при 105° (до постоянного веса). Во всех опытах максимальное обезвоживание не превышало той величины, при которой еще сохраняется движение сферосом во всех клетках эпидермиса листа. Это непременное условие было необходимо из-за методических особенностей определения теплоустойчивости. Как известно из работы Александрова (1955), наиболее чувствительной функцией клетки к повреждающему действию нагрева является движение протоплазмы. Поэтому мерой теплоустойчивости в наших опытах была принята та максимальная температура, при которой 5-минутный нагрев еще не останавливает движения протоплазмы в клетках испытуемого кусочка листа. Последовательные прогревы проводились с интервалом 0.4°. Такой способ определения дает возможность установить первичную устойчивость клеток (Александров, 1963). Наряду с определением теплоустойчивости проводились определения холодоустойчивости и устойчивости к высокому гидростатическому давлению, а также измерялась скорость движения и вязкость протоплазмы. Мерой устойчивости к низким температурам принималась та минимальная температура, при которой после 5-минутного охлаждения сохраняется движение протоплазмы. Охлаждение проводилось в силиконовом масле в полупроводниковом микрохолодильнике с интервалом 1°. Воздействие высоким гидростатическим давлением осуществлялось в бомбе под гидравлическим прессом в течение 5 мин. с интервалом 100 атм. Скорость движения протоплазмы оценивалась по времени перемещения сферосом между 2 большими делениями шкалы окулярмикрометра (окуляр ×7, объектив ×90, масляная иммерсия). Мерой относительной вязкости протоплазмы было принято время смещения ядер к стенкам эпидермальных клеток листа после центрифугирования при 3500 об/мин. на центрифуге ЦЭ-6.

Перед началом измерений физиологических показателей контрольные и подсушенные листья разрезались на кусочки размером 4×7 мм и сразу же погружались в вазелиновое или силиконовое масло, что давало возможность прекратить испарение воды из клеток. Таким образом, количество воды в клетках, оставшееся после подсушивания листьев, оставалось неизменным в течение времени, необходимого для определения того или иного физиологического показателя.

При микроскопировании объектов с сильно структурированной оболочкой (*Festuca sulcata*, *Stipa capillata*) использовалось силиконовое масло марки СМФ-4, обладающее показателем преломления, близким к кутикуле клетки (Александров, 1962).

Результаты исследования

Опыты показали, что по реакции на обезвоживание исследованные растения можно разделить на 2 группы. К первой относятся: *Tradescantia fluminensis*, *Agropyrum repens*, *Dactylis glomerata*, *Panicum miliaceum*, *Bromus inermis*, *Campanula persicifolia*, *C. carpatica*, *Beta vulgare*, *Nymphaea rubra*, *Hedera helix*. В ответ на обезвоживание изолированных листьев клетки *Campanula persicifolia*, *C. carpatica*, *Nymphaea rubra*, *Tradescantia fluminensis* и *Agropyrum repens* снижают свою теплоустойчивость, остальные растения этой группы не меняют теплоустойчивости (рис. 1*а*, табл. 1). Изменений уровня терморезистентности клеток не происходит ни при быстром дегидратировании изолированных листьев, ни при медленном испарении воды в результате действия почвенной засухи (табл. 2).

---

[1] У *Ruscus aculeatus* и *R. hypoglossum* определения проводились на эпидермальных клетках кладодиев.

[2] *Tradescantia fluminesis* подсушивалась в течение 12 дней.

Противоположные результаты были получены на растениях 2-й группы, к которой относятся: *Hordeum sativum* (сорт 'Краснодарский'), *Ruscus aculeatus*, *R. hypoglossum*, *Stipa capillata*, *Elymus arenarius*, *Arabis alpina*, *A. caucasica*, *Veronica prostrata* и *Festuca sulcata*. На рис. 1, *б* представлена зависимость уровня теплоустойчивости клеток от процента потерянной ими воды для первых 5 видов этой группы. У *Stipa capillata* достоверный подъем теплоустойчивости наблюдается уже при потере 10% воды и равен 0.8°; у *Elymus arenarius* достоверное увеличение устойчивости к нагреву происходит при потере 16% воды; *Hordeum sativum*, *Ruscus aculeatus* и *Arabis alpina* повышают свою теплоустойчивость соответственно на 1.2°. 0.8° и 0.8° после снижения содержания воды в клетках на 20—22%. У остальных исследованных растений теплоустойчивость была определена при водном дефиците, близком к останавливающему движение протоплазмы. Выяснилось, что при этих условиях (рис. 1, *б*) наблюдается достоверное повышение устойчивости к нагреву у всех растений.

ТАБЛИЦА 1

Теплоустойчивость клеток изолированных листьев при потере воды, близкой к максимальной[1]

Виды	Количество опытов	Теплоустойчивость клеток контрольных листьев (в °С)	Потеря воды листьями (в процентах)	Теплоустойчивость клеток подсушенных листьев	Разница теплоустойчивости подсушенных и контрольных листьев	P
1-я группа						
1. *Agropirum repens*	10	45.0	22	44.1	—0.9	0.001
2. *Beta vulgare*	12	45.0	28	45.0	0	
3. *Bromus inermis*	6	44.9	27.5	45.3	0.4	0.500
4. *Campanula carpatica*	6	44.5	18	43.3	—1.2	0.001
5. *C. persicifolia*	9	44.4	24	43.3	—1.1	0.02
6. *Dactylis glomerata*	19	42.8	23	43.1	0.3	0.500
7. *Festuca ovina*	12	45.1	35	45.0	—0.1	0.500
8. *Hedera helix*	6	42.6	26	42.6	0	0
9. *Nymphaea rubra*	15	46.3	26	45.3	—1.0	0.001
10. *Panicum miliaceum*, сорт 'Саратовское'	12	46.9	25	47.1	0.2	0.250
11. *P. miliaceum*, сорт 'Минское'	6	47.3	24.5	47.2	—0.1	0.500
12. *Tradescantia fluminensis*	23	46.3	27	45.8	—0.5	0.050
2-я группа						
1. *Arabis alpina*	18	42.5	33	43.4	0.9	0.001
2. *A. caucasica*	6	42.3	25.5	43.0	0.7	0.001
3. *Elymus arenarius*	9	44.0	40	44.8	0.8	0.001
4. *Festuca sulcata*	9	44.3	15	45.2	0.9	0.002
5. *Hordeum sativum*	9	44.7	22	45.9	1.2	0.001
6. *Ruscus aculeatus*	24	46.1	20	46.8	0.7	0.001
7. *R. hypoglossum*	6	45.8	30	47.2	1.4	0.002
8. *Stipa capillata*	4	44.4	15	45.4	1.0	0.001
9. *Veronica prostrata*	11	46.1	30	46.7	0.6	0.001

Как показали определения (табл. 3), у растений 2-й группы при дегидратации происходит значительное увеличение вязкости протоплазмы и параллельно этому снижение скорости движения сферосом. Это дает право утверждать, что потеря воды происходила не только из клеточных оболочек и вакуолей, но также и из протоплазмы. Представляло интерес выяснить, как изменится устойчивость к нагреву после восстановления в клетках нормального водного режима. Для этого подсушенные листья помещались на воду и в течение 60 мин. вновь насыщались ею. За указанное время вся вода возвращалась в клетки. Определения показали, что после повторного оводнения клеток происходит увеличение скорости движения протоплазмы и снижение вязкости до нормы. Таким образом, можно считать, что возвращенная в клетку вода проникла и включилась в протоплазму. Вместе с тем уровень терморезистентности остается равным тому, который был достигнут в обезвоженном состоянии (табл. 3).

Опыты, проведенные на ячмене и *Ruscus*, показали (рис. 2, *а*, *б*), что индуцированный дегидратацией подъем уровня теплоустойчивости клеток после оводнения не меняется. Выравнивание величин теплоустойчивости контрольных и опытных листьев к концу опытов происходит за счет увеличения устойчивости контрольных, которые

[1] Под максимальной потерей воды понимается водный дефицит, при котором еще не останавливается движение протоплазмы.

так же как и опытные, плавали на воде. Повышение теплоустойчивости в контроле происходит под влиянием каких-то внутренних факторов, возникающих при изоляции листьев. Аналогичное явление наблюдали В. Я. Александров и Н. Л. Фельдман (1958). Чтобы исключить действие изоляции листьев на состояние клеток, были проведены опыты на целых растениях. Результаты опытов представлены на рис. 3. Ячмень,

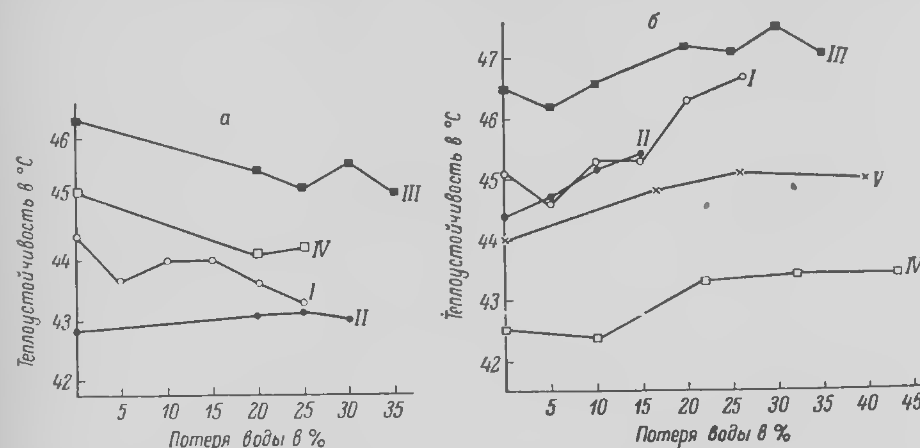


Рис. 1. Теплоустойчивость клеток эпидермиса в зависимости от количества потерянной листом воды.

а — 1-я группа: *I* — *Campanula persicifolia*, *II* — *Dactylis glomerata*, *III* — *Nymphaea rubra*, *IV* — *Agropyrum repens*; *б* — 2-я группа: *I* — *Hordeum sativum*, *II* — *Stipa capillata*, *III* — *Ruscus aculeatus*, *IV* — *Arabis alpina*, *V* — *Elymus arenarius*.

выращенный в горшках, подвергался действию почвенной засухи в течение 4 суток. За этот промежуток времени листья теряли приблизительно 36% воды. В связи с этим скорость движения протоплазмы резко падала, вязкость параллельно этому сильно увеличивалась, клетки становились устойчивее к нагреву на 1.5°. Затем растения поливались; все определения проводились через 1.5, 3, 6, 48 и 72 часа после полива почвы. Оказалось, что через 6 часов после полива листья поглощают полностью всю поте-

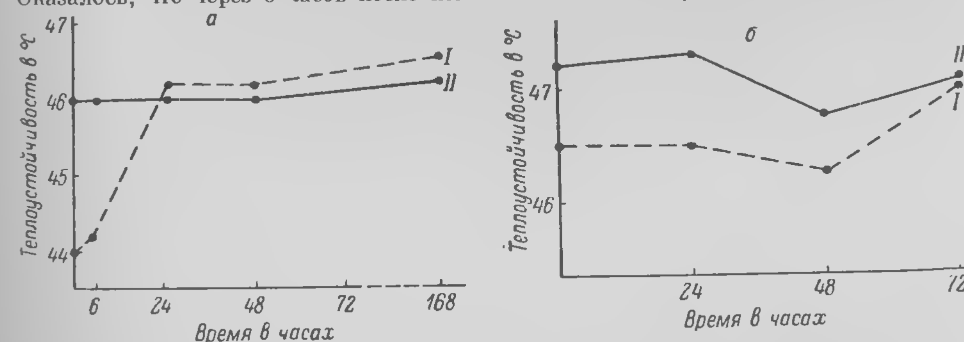


Рис. 2. Теплоустойчивость клеток эпидермиса листьев *Hordeum sativum*, *Ruscus aculeatus*, вновь насыщенных водой после краткосрочного подсушивания.

а — *I* — листья *Hordeum sativum*, не подвергавшиеся подсушиванию — контроль, *II* — листья, вновь насыщенные водой после подсушивания; *б* — *I* — листья *Ruscus aculeatus*, не подвергавшиеся подсушиванию — контроль, *II* — листья, вновь насыщенные водой после подсушивания.

рянную воду. Одновременно с этим скорость движения протоплазмы и вязкость становятся близкими к контролю. Что касается теплоустойчивости, то она остается на высоком уровне в течение 48 часов и выравнивается с устойчивостью в контроле через 72 часа. Таким образом, как в случае длительного обезвоживания растений при почвенной засухе, так и в результате быстрого подсушивания изолированных листьев происходит обезвоживание самой протоплазмы. При повторном насыщении клеток вода возвращается в протоплазму. Вместе с тем эффект, вызванный дегидратированием, сохраняется значительно дольше; это дает основание полагать, что причиной повышения теплоустойчивости при обезвоживании является не само по себе удаление воды из клетки, а реакция на повреждающее действие дегидратации.

Дальнейшие исследования были предприняты с целью изучения природы обнаруженного явления. Следовало установить, происходит ли при дегидратации клеток повышение устойчивости только к высокой температуре или при этом возникает неспецифическое повышение устойчивости. Опыты были проведены на ячмене. Де-

ТАБЛИЦА 4

Устойчивость клеток к различным повреждающим агентам у растений, повышающих теплоустойчивость после краткосрочного подсушивания изолированных листьев

Вид	Количество опытов	Теплоустойчивость (°C) контроль	Теплоустойчивость (°C) опыт	Разница между опытом и контролем	P	Холодоустойчивость (°C) контроль	Холодоустойчивость (°C) опыт	Разница между опытом и контролем	P	Устойчивость к высокому гидростатическому давлению контроль	Устойчивость к высокому гидростатическому давлению опыт	Разница между опытом и контролем	P
Hordeum sativum	6	44.1	46.1	2.0	0.001	— 7.4	— 6.1	—1.3	0.05	1300	1200	—100	—
Ruscus aculeatum	6	44.0	45.1	1.1	0.001	— 9.4	— 9.6	+0.2	0.50	1320	1300	— 20	0.05
Elymus arenarius	6	46.5	47.2	0.7	0.010	—11.9	—12.4	+0.5	0.50	1630	1580	— 50	0.25
Arabis aplina	6	42.5	43.4	0.9	0.001	— 4.7	— 4.7	0	—	1420	1320	—100	0.002

гидратация листьев проводилась медленно — путем создания почвенной засухи и быстро — подсушиванием изолированных листьев. На рис. 4 представлены результаты опытов по действию на клетки медленной дегидратации. В этом случае дегидратация способствует повышению устойчивости клеток не только к нагреву, но и к высокому гидростатическому давлению и низкой температуре. Повышенная устойчивость к действию этих агентов сохраняется в течение нескольких дней после полива.

Таким образом, в результате обезвоживания происходит в широкой степени неспецифическое повышение устойчивости клеток. Эту закономерность, однако, не удалось обнаружить при краткосрочном подсушивании листьев. У *Hordeum*, *Ruscus*, *Elymus* и *Arabis* после 3-часовой дегидратации изолированных листьев происходит повышение устойчивости только к нагреву (табл. 4).

Причиной разницы в результатах, полученных при подсушивании отрезанных листьев и при воздействии почвенной засухи на растения, возможно, является длительность обезвоживания. Скорость выхода воды из клетки и длительность обезвоживания несомненно оказывают влияние на характер изменений, происходящих в клетке. Так, по нашим данным, после 3-часового подсушивания изолированных листьев ячменя повторное насыщение клеток водой происходит в течение 30 мин., а после длительного обезвоживания листьев на растениях и последующего отделения их от растений поглощение потерянной воды происходит лишь через 60 мин. (рис. 5). По данным Штокера (Stocker, 1960), быстрое испарение воды (26 часов) оказывает иное действие на клетки, чем медленное и длительное (несколько суток). В первом случае в начальный период обезвоживания происходит снижение структурной вязкости протоплазмы, и лишь по достижении определенной величины водного дефицита (22%) вязкость начинает увеличиваться. При длительном же обезвоживании вязкость все время растет по мере испарения воды из клетки. Автор считает, что характер изменений структуры протоплазмы при медленном и быстром высушивании различен. Паркер (Parker, 1965) также указывает, что при длительном обезвоживании на клетки оказывает влияние не только обезвоживание само по себе, но и еще какие-то неизвестные факторы. Нельзя не учитывать также и того обстоятельства, что обезвоживание отделенных листьев может оказать на клетки иное влияние по сравнению с дегидратацией целых растений при почвенной засухе. В нашей работе специально этот вопрос не исследовался.

Обсуждение результатов опытов

Существующее в литературе мнение, что частичное обезвоживание протоплазмы непосредственно вызывает увеличение теплоустойчивости клеток в результате повышения концентрации белков, не может считаться правильным. Наши исследования показали, что реакция клеток на обезвоживание не у всех растений одинакова. Из 19 изученных нами видов растений лишь у 9 происходит повышение теплоустойчивости в ответ на дегидратацию. У этих растений вызванный дегидратацией подъем терморезистентности продолжает сохраняться известное время и после поглощения воды клеткой. Это свидетельствует в пользу того, что повышение теплоустойчивости не является только следствием изменения содержания воды в клетке, а происходит в результате возникновения вторичных процессов, индуцированных обезвоживанием.

Растения, обладающие способностью повышать теплоустойчивость при дегидратации, относятся к ксерофитной группе. У обитателей влажных мест такая способность отсутствует. Возможно, что одним из источников разногласий по вопросу о влиянии водного дефицита на теплоустойчивость растительных клеток являются различия в видовом составе растений, использованных для наблюдения разными авторами.

Состояние, которое возникает в клетках растений-ксерофитов при продолжительном обезвоживании в результате почвенной засухи, можно сравнить с закаленным. Оно, как и в случае закаливания теплом (Александров, 1963), холодом (Александров и др., 1959; 1964), раневым раздражением (Фельдман, 1960), происходит в результате действия агентов в экстремальной дозе. Нам удавалось повышать устойчивость только после потери определенного количества воды. О повреждающем действии почвенной засухи на растения свидетельствует подавление ростовых процессов (Максимов, 1926).

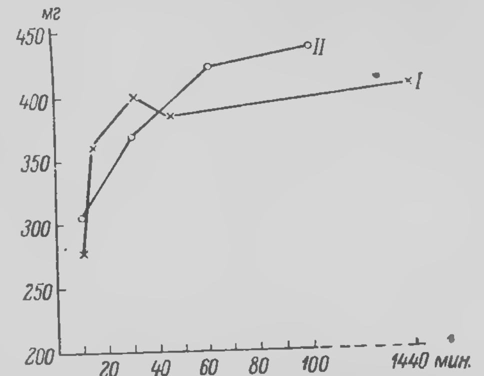


Рис. 5. Скорость поглощения воды клетками листьев *Hordeum sativum* после быстрого (*I*) и медленного (*II*) подсушивания.

По оси ординат — поглощение воды (в мг на г сырого вещества); *по оси абсцисс* — время.

Сходство возникающего при обезвоживании состояния с закаленным усиливается тем, что при этом также происходит в широкой степени неспецифическое повышение устойчивости, и состояние это обратимо.

Исследования, однако, показали, что в характере реактивного повышения устойчивости под влиянием разных воздействий проявляются не только черты сходства, но и различия. Так, закаленные теплом клетки становятся устойчивее к нагреву, высокому гидростатическому давлению, уксусной кислоте, спирту, эфиру, роданистому калию, хлористому кадмию, но не повышают устойчивости к низким температурам, аммиаку и у некоторых растений—к высокому гидростатическому давлению. В результате холодовой закалки растений клетки становятся устойчивее не только к холоду, но и к нагреву, высокому гидростатическому давлению и спирту. В наших опытах на ячмене после длительной дегидратации при действии почвенной засухи повышается устойчивость к нагреву, холоду и высокому гидростатическому давлению. Таким образом, механизмы, которые участвуют в повышении устойчивости клеток при действии разных повреждающих агентов, сходны, но не идентичны.

То обстоятельство, что при быстром обезвоживании изолированных листьев происходит увеличение устойчивости клеток только к нагреву, заставляет предположить наличие разных механизмов, пускаемых в ход в случае быстрого подсушивания изолированных листьев и медленного дегидрирования целых растений. Изучение биохимической природы этих механизмов явится целью наших дальнейших исследований.

Выводы

1. Исследование действия дегидратации на устойчивость клеток, проведенное на 19 видах растений, выявило 2 группы, отличающиеся по своей реакции на обезвоживание. У мезофитов *Tradescantia fluminensis* Vell., *Agropyrum repens* L., *Dactylis glomerata* L., *Panicum miliaceum* L., *Bromus inermis* Leyss., *Campanula carpatica* L., *C. persicifolia* L., *Beta vulgare* L., *Hedera helix* L., *Nymphaea rubra* L. при подсушивании изолированных листьев (краткосрочное действие обезвоживания) и после почвенной засухи (длительное действие обезвоживания) устойчивость к повреждающим агентам не меняется или даже снижается. При краткосрочном действии обезвоживания на листья ксерофитов: *Hordeum sativum* L. (сорт 'Краснодарский'), *Ruscus aculeatus* L., *R. hypoglossum* L., *Stipa capillata* L., *Elymus arenarius* L., *Arabis alpina* L., *A. caucasica* Wall., *Veronica prostrata* L., *Festuca sulcata* Hack.—происходит повышение устойчивости только к нагреву.

2. При длительном действии дегидратации у клеток ксерофитов тех же видов происходит повышение устойчивости не только к нагреву, но и к низкой температуре и высокому гидростатическому давлению.

3. После повторного насыщения водой клеток листьев ксерофитов достигнутый при дегидратации уровень устойчивости сохраняется в течение нескольких суток.

4. Повышение устойчивости при дегидратации является следствием не простого изменения содержания воды в клетке, а результатом вторичных процессов, вызванных обезвоживанием.

Литература

Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИНа, сер. IV, Эксперим. бот., 10. — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 7. — Александров В. Я. (1962). Применение сред, улучшающих микроскопическое изображение при прижизненном изучении растительных клеток. Цитология, 4, 1. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИНа, сер. IV, Эксперим. бот., 16. — Александров В. Я., Е. И. Денько, И. М. Кислюк, Н. Л. Фельдман и Г. Г. Шухтина. (1964). Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимнезеленых растений и весенних эфемероидов. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. журн., 2. — Александров В. Я., М. И. Лютова и Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6. — Александров В. Я. и А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6. — Антипов Н. И. (1961). Водный режим некоторых гигрофитов. Физиолог. раст., 8, 3. — Гладышева О. М. (1963). Водный режим и жаростойкость новых сортов яровых пшениц в условиях юга Казахстана. В сб.: Физиология питания, роста и устойчивости растений в Сибири и на Д. Востоке. — Завадская И. Г. (1963). Влияние высокой температуры на вязкость протоплазмы растительных клеток. Цитология, 5, 2. — Кислюк И. М. (1962). Повышение жаростойкости молодых хлебных злаков при тепловой и холодовой закалках. Бот. журн., 5. — Ломагин А. Г., Т. А. Антропова, А. Илмите. (1963). Влияние тепловой закалки на устойчивость растительных клеток к различным повреждающим агентам. Цитология. 5, 2. — Лютова М. И. (1958). Изучение фотосинтеза на клетках с экспериментально повышенной устойчивостью. Бот. журн., 2. — Лютова М. И. (1962). Обратимость теплового подавления фотосинтеза и движения протоплазмы в изолированных листьях. Цитология, 4. 2. — Максимов Н. А. (1926). Физиологические основы засухоустойчивости растений. Тр. по прикл. бот., ген. и селекц. Прилож., 26. — Фельдман Н. Л. (1960). Влияние раневого раздражения на чувствительность клеток. В сб.: Вопросы цитологии и протистологии. — Фельдман Н. Л. (1962). Влияние сахаров на устойчивость клеток некоторых высших растений к нагреву и высокому гидростатическому давлению. Цитология, 4, 6. — Хлебникова А. (1934). К физиологии плодовых и огородных культур. Тр. комисс. по ирриг., 3. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. журн., 1. — Шухтина Г. Г. (1964). Влияние повторных тепловых закалок на теплоустойчивость растительных клеток. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Язкулыев А. (1964а). Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida karelinii* (Trin. et. Rupr.) Roshev. и *Arundo donax* L. в природных условиях под влиянием высокой температуры среды. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Язкулыев А. (1964б). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Biebl R. (1939). Über die Temperaturresistenz von Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschiedenen tiefer Standorte. Jahrb. Wiss. Bot., 88, 3. — Biebl R. (1962). Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. Wasser und Temperatur. — Bogen H. S. (1948). Untersuchungen über den Hitzetod und die Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. Planta, 36, 3/4. — Christophersen I., H. Precht. (1950). Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Hefen. Biol. Zbl., 69, 3. — Christophersen S., H. Precht. (1953). Die Bedeutung des Wassergehaltes der Zelle für Temperaturanpassungen. Biol. Zbl., 72, 1/2. — Döring H. (1933). Beiträge zur Frage der Hitzeresistenz pflanzlicher Zellen. Planta, 18, 3. — Edlich F. (1936). Einwirkung von Temperatur und Wasser auf aerophile Algen. Arch. Mikrobiol., 7, 1. — Haltern P. (1952). Effects d'un choc thermique sur le metabolisme des levures. Bull. Soc. Chim. Biol., 32, 7—8. — Hammouda M., O. Lange. (1962). Zur Hitzeresistenz der Blätter höherer Pflanzen in Abhängigkeit von ihrem Wassergehalt. Naturwiss., 49, 21. — Just. (1877). Über die Einwirkung hoher Temperaturen auf die Erhaltung der Keimfähigkeit der Samen. Beitr. Biol. Pflanzen, 2, 3. — Kaho H. (1924). Über die Beeinflussung der Hitzekoagulation des Pflanzenplasmas durch die Salze der Erdalkalien. Biochem. Ztschr., 151. — Konis E. (1942). The resistance of Maquis plants to supramaximal temperatures. Ecology, 30, 4. — Lange O. (1955). Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. 1. Die Resistenz stark ausgetroknete Moose. Flora, 142, 3. — Lange O. (1961). Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahreslauf. Planta, 56, 6. — Parker I. (1965). Dessication resistance in *Juniperus virginiana* and some other common Conifers. Adv. Front. Plant Sci., 10. — Sapper I. (1935). Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta, 23, 4. — Schneider-Orelli G. W. (1910). Versuche über die Widerstandsfähigkeit gewisser Medicago-Samen gegen hohe Temperaturen. Flora, 100, 2. — Stocker O. (1960). Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency. Plant-water relat. in arid a. semi-arid conditions. — Zobl K. (1950). Über die Beziehungen zwischen chemischer Zusammensetzung von Pilzsporen und ihrem Verhalten gegen Erhitzen. Sydowia, 4, 1/6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,

Институт цитологии
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 X 1965)

УДК 581.824 : 581.142 : 581.526.425

Г. П. Белостоков

СТРОЕНИЕ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ ПРОРОСТКОВ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ С НАДЗЕМНЫМ ПРОРАСТАНИЕМ

С 5 таблицами рисунков

G. P. BELOSTOKOV. THE STRUCTURE OF THE VASCULAR SYSTEM OF THE SEEDLINGS OF LEAF-BEARING TREES WITH SUPERTERRANEAN GERMINATION.

Одним из важных периодов в жизни древесных растений является формирование проростков. В ботанической литературе еще нет достаточно точного определения проростков, что приводит к тому, что этот этап развития смешивают с другими возрастными периодами в жизни растений. Последнее определение проростков дано И. Г. Серебряковым (1952 : 75): «Всходы, или проростки, в отличие от зародышей с их гетеротрофным питанием и развитием в тканях и под защитой материнского организма, представляют собой самостоятельные растения с функционирующей корневой системой и, как правило, фотосинтезирующими зелеными листьями. Но наряду с самостоятельным питанием (автотрофным или гетеротрофным) проростки используют в то же время питательные вещества материнских растений, заключенные в семени. В соответствии с этим проростки отличаются рядом структурно-морфологических особенностей, отличающих их от последующих возрастных состояний». Также понимали проростки и многие исследователи (Sterckx, 1900; Thomas, 1907, 1914; Lee, 1912; Hill a. Fraine, Васильченко, 1936, 1937; Кренке, 1940; Мичурин, 1948, и др.).

Это определение следует признать недостаточно точным. В нем смешиваются два совершенно различных возрастных периода в жизни растений — проростков и сеянцев. Проростки (всходы) представляют собой самостоятельные растения с функционирующим главным корнем и фотосинтезирующими зелеными семядолями (при надземном прорастании) или чешуевидными листьями (при подземном прорастании). Наряду с самостоятельным питанием проростки используют питательные вещества, находящиеся в семени. Вполне сформированные проростки имеют главный корень, гипокотиль, семядоли и почечку, которая у растений с надземным прорастанием никогда не трогается сразу в рост. Поэтому проростки, кроме биологических и морфологических особенностей, отличаются от растений в последующие возрастные периоды спецификой анатомической структуры.

Сеянцы представляют следующий возрастной период в жизни древесных растений, характеризующийся началом роста почечки, которая образует эпикотильный побег, и формированием корневой системы главного корня. Заканчивается этот период началом ветвления первого побега. У древесных пород период сеянца продолжается от одного года до нескольких лет.

Формирование проростков — период сравнительно небольшой в жизни древесных растений. Он длится несколько недель или редко один вегетационный период. Однако по интенсивности ростовых и формообразовательных процессов он не уступает последующим периодам в онтогенезе древесных растений, которые продолжаются более длительное время. Период с начала прорастания семян до появления проростков на поверхности земли — это большой этап в развитии проводящей системы. Поэтому изучение строения проростков шло в значительной степени по линии исследования формирования и строения их проводящего аппарата (Clos, 1852; Nägeli, 1858; Van Tieghem, 1871, 1872, 1891; Gerard, 1881; Sterckx, 1900; Chauveaud, 1911; Compton, 1912; Hill a. Fraine, 1912, 1914; Lee, 1912, 1914; Becquerel, 1913; Dangeard, 1913; Dauphine, 1913, 1933; Thomas, 1914; Радкевич, 1947; Василевская, 1959, 1961; Кондратьева-Мельвиль, 1961, 1963 и др.).

Формирование проводящей системы изучалось в основном у проростков травянистых растений. Проростки древесных растений подвергались такому исследованию значительно реже; но важность изучения строения их проводящей системы очевидна. Без детальных исследований в этой области, на наш взгляд, нельзя успешно решать вопросы возобновления леса.

В этой статье рассматривается строение проводящей системы проростков следующих лиственных древесных пород с надземным проростанием: бархатного дерева амурского *Phellodendron amurense* Rupr., березы бородавчатой *Betula verrucosa* Ehrh., ильма раскидистого *Ulmus pedunculata* Foug., клена остролистного *Acer platanoides* L., клена ясенелистного *A. negundo* L., липы амурской *Tilia amurensis* Rupr., липы крупнолистной *T. grandifolia* Ehrh., липы мелколистной *T. cordata* Mill., осины *Populus tremula* L., тополя душистого *P. suaveolens* Fisch., ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L.

Проростки отмеченных древесных пород выращивались в небольших ящиках и фиксировались в смеси спирта, формалина и уксусной кислоты в тот момент, когда они появлялись на поверхности земли. Парафинированные образцы приготовлялись по обычной методике. Мы делали серии микротомных срезов толщиной 10 μ от терминальной части семядолей до кончика корня. После обычной проводки они окрашивались сафранином по В. Л. Комарову (1938). Термины «радиальные», «латеральные» и «коллатеральные» характеризуют расположение сосудов в пучках зоны перехода стебля в корень и совпадают с соответствующими понятиями Шово (Chauveaud, 1911), «ксилема альтерн», «ксилема интермедиар», и «ксилема суперпозе».

Результаты исследования

В верхней части семядолей проводящие пучки достигают наибольшей разветвленности. По характеру их строения здесь можно выделить следующие два типа: неполные и полные (Курсанов и др., 1958). Неполные проводящие пучки представлены только ксилемой, состоящей из одного сосуда. Полные проводящие пучки — обычные коллатеральные, имеющие флоэму и ксилему. Ксилема таких пучков, являющихся боковыми жилками, может быть образована как радиальными, так и радиальными и латеральными сосудами; ксилема главной жилки включает в себя радиальные, латеральные и коллатеральные сосуды.

Формирование проводящих коллатеральных пучков в семядолях начинается с образования флоэмы, затем возникает ксилема. Но это опережение в развитии флоэмы по сравнению с ксилемой незначительное. Вскоре образуется первый сосуд, потом еще два, которые располагаются радиально или по сторонам от первого сосуда. Первый кольчатый или спиральный сосуд обладает наименее утолщенными клеточными стенками, два следующих спиральных сосуда имеют больший диаметр и более утолщенные клеточные оболочки. Первые кольчатые и спиральные сосуды недолговечны, они быстро разрушаются (Василевская, 1961). Иногда полость, образовавшаяся при резорбции первых сосудов, видна хорошо, но в большинстве случаев она заполняется соседними клетками паренхимы семядолей (Chauveaud, 1911; Dauphine, 1913, и др.).

Проводящие пучки средней части семядолей становятся более крупными; происходит их слияние, в результате чего образуются синтетические пучки. Особенно крупными размерами отличаются центральные жилки. Флоэма пучков разделяется на несколько мелких групп ситовидных трубок, изолированных друг от друга паренхимой. В проводящих пучках кленов остролистного и ясенелистного отдельные клетки такой паренхимы достигают больших размеров (табл. IV, *Б*, *1*).

По мере приближения к терминальной части черешков семядолей происходит дальнейшее слияние проводящих пучков и уменьшение их количества. В терминальной части черешков количество проводящих пучков бывает различное у разных видов — один (табл. I, *Б*, *13*) ,[1] три, пять (табл. II, *Б*, *4*), семь — девять (табл. IV, *Б*, *2*). В базальной части черешков может находиться один проводящий пучок (табл. I, *Б*, *11*; табл. II, *Б*, *5*), два—четыре. Базальные части черешков семядолей срастаются между собой, образуя короткий семядольный раструб, который был отмечен Стерксом (Sterckx, 1900) для некоторых видов из сем. *Ranunculaceae*.

---

[1] Условные обозначения к табл. I—V. *бэ* — базальная часть зачаточного эпикотиля, *вп* — воздухоносная полость, *г* — гипокотиль, *гт* — губчатая ткань, *зл* — зачаточный лист, *иккв* — инициальные клетки корневых волосков, *к* — корень, *кб* — камбий, *кв* — корневые волоски, *ккфп* — крупные клетки флоэмной паренхимы, *кл* — ксилема, *кн* — конус нарастания, *кс* — коллатеральные сосуды, *лс* — латеральные сосуды, *лтс* — листовые следы, *мкл* — метаксилема, *окл* — объединение ксилемных групп, *ом* — однородный мезофилл, *опп* — объединение проводящих пучков, *офл* — объединение флоэмных групп, *п* — полость, *пк* — прокамбиальное кольцо, *пкл* — протоксилема, *пп* — прокамбиальные пучки, *ппзл* — прокамбиальные пучки зачаточных листьев, *п* — паренхима первичной коры, *ппкг* — прокамбиальные пучки ксилемных групп, *ппфг* — прокамбиальные пучки флоэмных групп, *ппч* — пазушная почка, *прп* — проводящий пучок, *прпзл* — проводящий пучок зачаточного листа, *пт* — палисадная ткань, *пц* — прокамбиальный цилиндр, *пч* — почечка, *рс* — радиальные сосуды, *рфл* — расхождение флоэмных групп, *с* — семядоли, *сс* — семядольные следы, *сгжзл* — сосуды главной жилки зачаточного листа, *скл* — расхождение флоэмных групп, *спкл* — сосуды первичной ксилемы, *ссд* — срастание семядолей, *ст* — ситовидные трубки, *сц* — сердцевина, *тсзл* — трехпучковый след зачаточных листьев, *у* — устьица, *фл* — флоэма, *фп* — флоэмная паренхима, *чс* — черешок семядолей, *э* — эпидермис, *эб* — эпиблема, *эд* — эндодерма, *эк* — экзодерма.

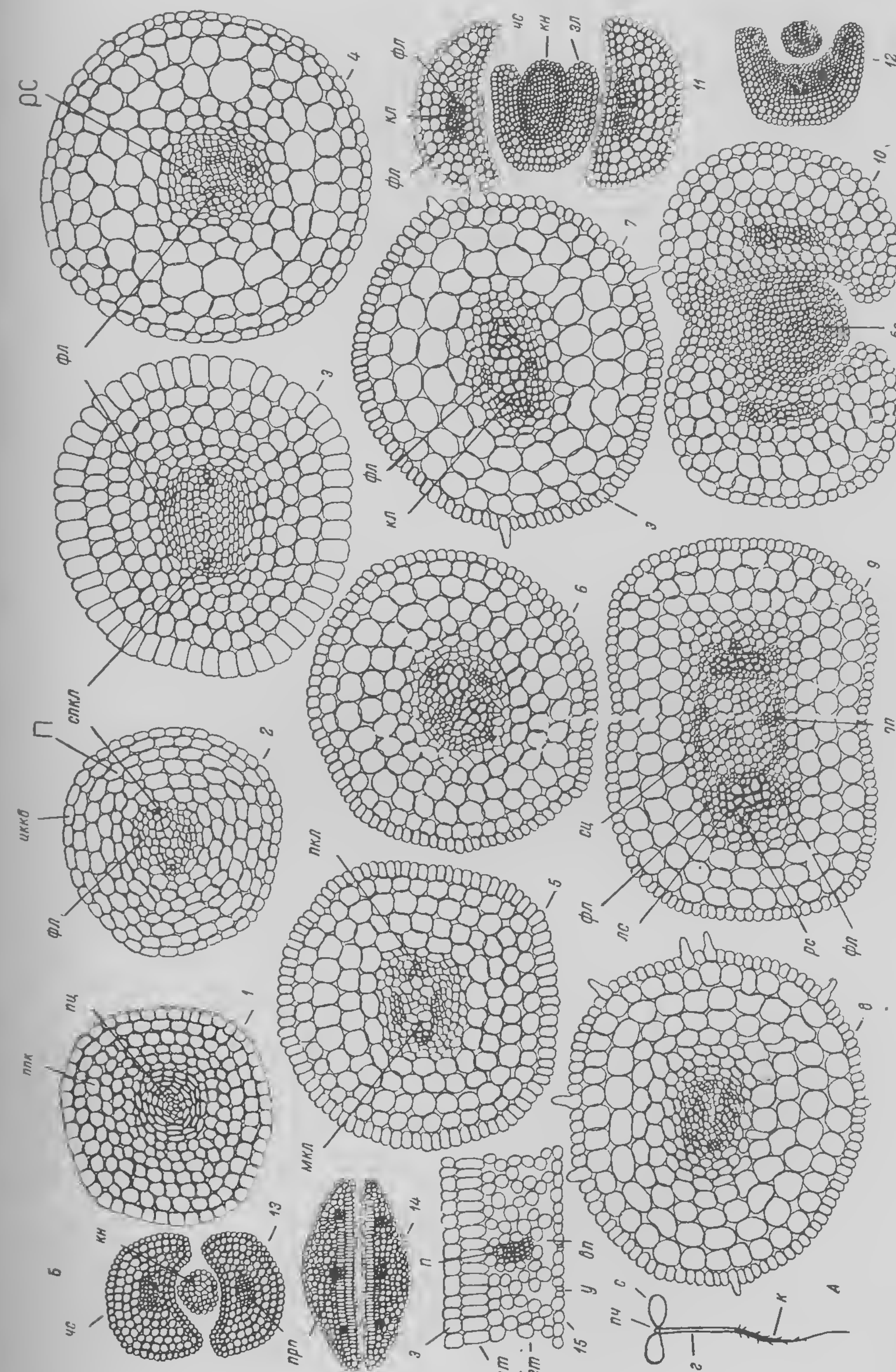


Таблица I

рование радиального проводящего пучка, который бывает диархным (береза, вяз, тополь и др.), тетрархным (клен, липа) и сектархным (ясень).

В средней части корня происходит резкое уменьшение количества латеральных сосудов. Ближе к терминальной части корня остаются только радиальные сосуды; в терминальной части корня они заменяются пучками прокамбия. Группы флоэмы прослеживаются до терминальной части корня, но в конусе нарастания они представлены уже прокамбиальными пучками, которые входят в состав общего прокамбиального кольца (табл. I, *Б*, *2*, *3*; табл. II, *Б*, *11*; *Е*, *11*, *12*, *13*; табл. III, *В*, *17*; табл. IV, *Б*, *12*, *13*; табл. V, *Б*, *12*, *13*).

Проводящая система проростков имеет два максимума развития — в базальной части корня и терминальной части гипокотиля при общей тенденции постепенного увеличения ложа водного тока от терминальной части корня до терминальной части черешков семядолей. Увеличение ложа водного тока от основания к верхушке побегов отмечено в литературе (Черкашина и Серебряков, 1955).

Таким образом, проводящая система у исследованных проростков лиственных древесных растений с надземным прорастанием развита различно. Наиболее слабо она сформирована у проростков, относящихся к первой и второй группам по степени и характеру дифференциации. Степень развития проводящей системы проростков имеет непосредственное влияние на их приживаемость. Наблюдения над семенным возобновлением древесных растений в условиях культуры и в естественных условиях показали, что проростки, по своей дифференциации относящиеся к третьей группе, обладают наиболее высокой приживаемостью. Успешное выращивание древесных растений может быть достигнуто лишь тогда, когда разработка комплекса лесоводственных мероприятий будет строится с учетом степени развития проводящего аппарата проростков.

Обсуждение результатов

Вопрос о направлении дифференциации проводящей системы проростков является спорным. Здесь можно выделить три точки зрения: 1) дифференциация начинается в корне и продвигается в семядоли (Van Tieghem, 1891; Chauveaud, 1911; Becquerel, 1913; Dauphine, 1913, и др.); 2) в проростках возникает одновременно два центра дифференциации — в гипокотиле и корне (Sterckx, 1900; Lehmberg, 1924); 3) дифференциация совершается подобно развитию листовых следов в побеге (Miller a. Wetmore, 1945).

Василевская (1959) полагает, что заложение прокамбия происходит еще в зародыше и продолжается в развивающиеся семядоли, поэтому ход прокамбиальных пучков следует рассматривать от корня. По нашим наблюдениям, прокамбий закладывается в период перехода предзародыша в зародыш, когда начинается формирование семядолей (Белостоков, 1962). Дальнейшая дифференциация прокамбия в базальной части образующихся семядолей идет энергичнее, чем в направлении конуса нарастания зародышевого корешка. Поэтому изучение строения проводящего аппарата проростков целесообразно начать с верхней части семядолей. Рассматривать ход прокамбиальных пучков от корня в стебель неверно и по филогенетическим соображениям, так как большинство исследователей считает, что корень имеет стеблевое происхождение (Мейер, 1946; Тахтаджян, 1948; Криштофович, 1950).

Вопрос о центрах дифференциации проводящей системы проростков можно решить только на основе изучения динамики их развития. Василевская (1959) права, отмечая несколько центров дифференциации проводящей системы проростков. Первый центр развития проводящей системы возникает в базальной части формирующихся семядолей зародышей, и отсюда этот процесс распространяется акропетально в семядоли и базипетально в гипокотиль. Образуется единая проводящая система зародыша, состоящая из прокамбия. К моменту окончательного формирования зародышей прокамбий дифференцируется различно у разных растений. У слабо развитых зародышей (береза, тополь и др.) прокамбий в семядолях представлен отдельными пучками, в гипокотиле — прокамбиальным кольцом или прокамбиальным цилиндром; хорошо развитые зародыши имеют в гипокотиле и семядолях отдельные прокамбиальные пучки (клен). Например, у клена остролистного в зародышевом гипокотиле уже различима его будущая тетрархная структура.

Второй центр дифференциации проводящей системы проростков образуется после прорастания семян. Он возникает в базальной части корешка при достижении им длины нескольких миллиметров. Здесь прокамбий продуцирует максимальное число сосудов метаксилемы, располагающихся цепочкой по тангенсу, вдоль пучков флоэмы. Третий центр дифференциации проводящей системы появляется в терминальной части корешка проростков; он обусловливает формирование радиального проводящего пучка. Четвертый центр дифференциации проводящей системы связан с камбием, который у хорошо развитых проростков раньше всего закладывается в семядольных следах. Следовательно, в период формирования проростков их проводящая система представлена в основном только семядольными следами.

Интерес к анатомии проростков возник, в частности, в связи с решением вопроса о том, как осуществляется переход структуры стебля в структуру корня (Василевская, 1959). Клё и Стеркс правильно подошли к определению корневой шейки. Корневая шейка — это не плоскость, а область между корнем и эпикотильным побегом, которая характеризуется определенным анатомическим строением, обнаруживающим переход стеблевой структуры в корневую.

У проростков древесных растений нет радиально-продольного расщепления проводящих пучков и поворота каждой из образовавшихся половинок на 180°, как это доказывал Ван-Тигем. Концепция Шово правильнее отражает формирование проводящей системы проростков, развитие которой совершается в несколько фаз.

Ван-Тигем различал три типа вращения проводящих пучков. Шово высказал правильную мысль о том, что явление «вращения» — иллюзия, которая связана с ранней облитерацией протоксилемы в верхней части проростков. На характер перехода большое влияние оказывают несомненно два возрастных изменения, происходящие у проростков: облитерация первичных и образование вторичных проводящих тканей.

Клё (Clos, 1852) высказал мысль о корреляции между строением стелы корня и расположением боковых корней. Число боковых корешков в корне равно числу групп ксилемы. По нашим наблюдениям, проростки древесных растений имеют только главный корень. Анатомическое изучение главного корня обнаружило, что проростки березы, вяза, тополя и других растений обладают зародышевыми боковыми корешками, которые у них не пробиваются наружу. Появление боковых корешков совпадает с началом роста почечки и превращением проростков в сеянцы.

Вопрос о первичности диархной или тетрархной структуры корней проростков обсуждается и до настоящего времени. Томас (Thomas, 1907) пришла к заключению, что тетрархный тип более примитивен, из него возник диархный тип посредством редукции. Ли (Lee, 1914) отмечал, что большинство проростков имеет диархный или тетрархный тип строения стелы корня, между которыми существуют переходы. Возможно, что диархный и тетрархный типы в эволюции покрытосемянных долгое время были отдельными типами. На основании изучения проростков бобовых Комптон (Compton, 1912) сделал вывод о том, что тетрархная структура коррелирует с массивностью проростков. С уменьшением величины проростков тетрархная структура дала начало триархной и, наконец, диархной. Василевская (1959, 1961) связывает возникновение диархной или тетрархной структуры корня с характером хода семядольных следов. По нашим данным, слабо развитые проростки древесных растений всегда имеют диархную корневую структуру. Для них характерно наличие одного проводящего пучка в базальной части черешков семядолей, слабое развитие коллатеральных сосудов и хорошая сохранность первенцов проводящей ткани. Хорошо развитые проростки обнаруживают тетрархную структуру корня. В базальных частях черешков у них имеется несколько проводящих пучков (два-три), их коллатеральные сосуды хорошо развиты, первичная ксилема резорбируется.

Выводы

1) Проростки представляют определенный возрастной период в онтогенезе древесных растений. Они характеризуются специфическими морфологическими и анатомическими признаками. Проростки имеют почечку, семядоли, гипокотиль и корень. Структура их проводящей системы отличается сложным ходом первичных проводящих пучков, который обусловливается близостью двух различных по функции органов.

2) Проводящая система проростков закладывается еще в зародыше и сперва представлена еще слабо разветвленной системой прокамбиальных пучков. Дальнейшее усложнение проводящей системы происходит при прорастании. Усложнение это связано с образованием новых ответвлений прокамбиальных пучков и дифференциацией их на постоянные ткани.

3) С начала прорастания до этапа полной сформированности проростков возникают следующие центры дифференциации проводящей системы: а) базальная часть черешков семядолей, где формируется простой, так называемый «двойной пучок» средней жилки у слабо развитых проростков (береза, тополь) или синтетический пучок у хорошо развитых проростков (липа, клен); отсюда развитие проводящей системы продолжается в акропетальном направлении в семядоли и в базипетальном направлении по гипокотилю; б) базальная часть корня, где образуется сравнительно большое количество сосудов метаксилемы; в) терминальная часть корня, в которой дифференцируется радиальный проводящий пучок; г) терминальная часть гипокотиля, где в хорошо развитых семядольных следах возникает камбий.

4) Проводящие пучки во флоэмной части слагаются из ситовидных трубок и паренхимы, в ксилемной — из кольчатых и спиральных сосудов и паренхимы. В следовании проводящих пучков тесно переплетаются явления интеграции и дифференциации. Сосуды ксилемы от семядолей до терминальной части корня занимают три положения — коллатеральное, латеральное и радиальное, что обусловливает переход от эндархного к экзархному их расположению. Флоэма объединяется в черешке семядолей в одну или несколько больших групп, которые разветвляются в терминальной или средней части гипокотиля на более мелкие группы, объединяющиеся вновь попарно в базальной части гипокотиля или корня.

5) По степени дифференциации проводящей системы проростки лиственных древесных растений с надземным прорастанием в момент их появления на поверхность земли разделяются на три группы. Специфической чертой проростков первой группы является то, что в корне и гипокотиле сосуды занимают радиальное положение, но в семядолях они входят в состав типичных коллатеральных пучков. Проростки второй группы характеризуются исчезновением радиальных сосудов в терминальной части гипокотиля. Проростки третьей группы отличаются появлением типичной стеблевой структуры во всем гипокотиле.

6) Сравнение полученных данных о строении проростков лиственных древесных растений с результатами работ других исследователей, проведенных над проростками травянистых растений, позволяет составить определенное представление о чертах сходства в их организации. Это сходство наблюдается во внешнем и внутреннем строении. Это обстоятельство несомненно имеет большое филогенетическое значение.

7) В течение развития проростков постепенно накапливаются физиологические и морфолого-анатомические изменения, обусловливающие их переход в следующий возрастной период — превращение в сеянцев. К этим изменениям относится усиление активности почечки, образование камбия и формирование вторичных элементов проводящей ткани, зарождение боковых корешков, определяющее формирование в дальнейшем корневой системы главного корня.

Литература

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений.— Белостоков Г. П. (1962). О строении семян некоторых древесных пород. Бот. журн., 11. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вест. ЛГУ, сер. биолог., 3, 1. — Василевская В. К. (1961). Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. журн., 6. — Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИНа, сер. III, 3. — Васильченко И. Т. (1937). О филогенетическом значении морфологии прорастания у крестоцветных. Сов. бот., 3. — Комаров В. Л. (1938). Практический курс анатомии растений. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. журн., 11. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1963). Развитие структуры проростка клена *Acer platanoides* L. Бот. журн., 2. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — Криштофович А. Н. (1950). Эволюция растений по данным палеоботаники. Пробл. бот., 5, 1. — Курсанов Л. И. и др. (1958). Ботаника, 1. — Мейер К. И. (1946). Происхождение наземной растительности. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, 1. — Радкевич О. Н. (1947). О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений. Вестн. ЛГУ, 2. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосемянных. — Черкашина В. М. и И. Г. Серябряков. (1955). Материалы к структурному анализу годичных побегов дуба и липы. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. Потемкина, 29, 3. — Becquerel M. P. (1913). L'ontogenie vasculaire de la plantule du Lupin. Ses consequences pour certaines theories de l'anatomie classique. Bull. Soc. Bot. France, 60, 2—3. — Bouvrain G. (1924). Sur l'acceleration basifuge du developpement vasculaire dans l'*Helianthus annuus* (var. *uniflorus*). Bull. Soc. Bot. France, ser. Quatrieme, XXIV. — Chauveaud G. (1911). L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son evolution. Ann. Sci. Nat. Bot., 13, 1—2. — Clos D. (1852). Sur la rhizotaxie. Ann. Sci. Nat. Bot., 3, 18. — Compton R. H. (1912). An investigation of the seedling structure in the *Leguminosae*. J. Linn. Soc., 41, 279.— Dangeard M. P. (1913). Observations sur la structure des plantules chez les Phanerogames dans ses rapports avec l'evolution vasculaire. Bull. Soc. Bot. France, 2—3. — Dauphine M. A. (1913). Sur le developpement de l'appareil conducteur chez quelques Centrospermes. Bull. Soc. Bot., 60, 5. — Dauphine M. A. (1933). Au sujet d'une critique recente de l'acceleration basifuge. Bull. Soc. Bot. France, 80. — Esau K. (1943). Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Rev., 9, 3. — Esau K. (1960). Anatomy of seed plants. — Gerard R. (1881). Recherches sur le passage de la racine à la tige. Ann. Sci. Nat. Bot., sixième ser., XI, 1—2. — Hill T. a. E. Fraine. (1912). On the seedling structure of certain Centrospermae. Ann. Bot., 26, 101. — Hill T. a. E. Fraine. (1914). On the classification of seed-leaves. Ann. Bot., 28, 109. — Lee E. (1912). Observations on the seedling anatomy of certain Sympetalae. I. *Tubiflorae*. Ann. Bot., 26. — Lee E. (1914). Observations on the seedling anatomy of certain Sympetalae. II. *Compositae*. Ann. Bot., 28. — Lehmberg K. (1924). Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der wasserleitenden Bahnen bei der Sonnenblume (*Helianthus annuus*). Beihefte Bot. Centralbl., 40, 2. — Miller H. a. R. Wetmore. (1945). Studies in the developmental anatomy of *Phlox Drummondii* Hook. I. The embryo; II. The seedling. Amer. J. Bot., 32, 9—10. — Nägeli G. (1958). Das Wachstum des Stammes und der Wurzel und die Anordnung der Gefässtränge im Stengel. Beitr. Wiss. Bot., 1. — Sterckx R. (1900). Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacees. Mem. Soc. Sci. de Lige., 3, 2. — Thomas E. (1907). A theory of the leaf-trace founded on seedling structure. New. Phytol., 6. — Thomas E. (1914). Seedling anatomy of *Ranales*, *Rhoeadales* and *Rosales*. Ann. Bot., 28, 92. — Van Tieghem. (1871). Recherches sur la symetrie de structure des plantes vasculaires. I. fascicule, Introduction: la Racine. — Van Tieghem. (1872). Memoire sur les canaux secreteurs des plantes. Ann. Sci. Nat. Bot., 5, 16. — Van Tieghem. (1891). Traité de botanique.

Смоленский педагогический институт.

(Получено 25 II 1963).

УДК 576.2 : 57 : 582.28 : 582.282.134

В. Г. Яковлев

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ ГРИБА *PHACIDIUM INFESTANS* KARST. — ВОЗБУДИТЕЛЯ СНЕЖНОГО ШЮТТЕ СОСНЫ

С 3 рисунками

V. G. YAKOVLEV. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF THE FUNGUS *PHACIDIUM INFESTANS* KARST., THE CAUSAL ORGANISM OF SNOW-BLIGHT OF PINE

Сумчатый гриб *Phacidium infestans* Karst. — возбудитель снежного шютте широко распространен и вредоносен в сосновых борах СССР и Скандинавских стран. Заболевание является одной из причин неуспеха возобновления леса на вырубках в этих условиях (Журавлев, 1960; Яковлев, 1962).

Имеющиеся данные по морфологии, анатомии и биологии гриба довольно противоречивы, что объясняется, вероятно, удаленностью друг от друга географических пунктов, где проводилось изучение этих особенностей гриба, а именно: в Швеции (Bjorkman, 1948) и в Западной Сибири (Неводовский, 1953).

Наши исследования осуществлялись в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях. Выяснилось, что апотеции гриба образуются на большей части пораженной хвои в количестве 10—30 экз. на хвоинку. Размеры зрелых апотециев несколько колеблются: чаще их диаметр составляет 0.4—0.7 мм, но нередко достигает 1 мм. Сформировавшиеся сумки имеют булавовидную форму с размерами 92—117×16—18 μ (рис. 1). Недоразвитые сумки, часто встречающиеся в апотециях, имеют, как правило, значительно меньший размер. Бесцветные нитевидные парафизы с диаметром 1 μ несколько утолщены в верхней части.



Рис. 1. Сумки со спорами (увел. 600).

По данным И. А. Оля (1910) в материале, собранном в европейской части СССР, размер спор достигал 23—24×7—9 μ.

Нами уточнялся размер спор в образцах из Ленинградской области. С помощью окулярного микрометра были замерены 200 спор, извлеченные из зрелых апотециев. Хвоя с апотециями собиралась 17 X 1960. Полученные данные сведены в таблицу.

Из данных таблицы видно, что в условиях Ленинградской области размеры спор составляют 23—27×8—9 μ.

Знание величины спор важно при диагностике болезни, так как иногда на хвое, а по сообщению Греммена (Gremmen, 1959), и на усохших сучьях сосны, встречается сапрофитный гриб *Phacidium lacerum* Fr., имеющий более темный диск апотеция с размерами сумок 73—85×7.5—8.5 μ и спор — 9—11.5×3—4 μ. Этот гриб имеет конидиальное спороношение в виде несовершенного гриба *Dothiorella pinastri* Sacc. — также сапрофита. У возбудителя снежного шютте конидиального спороношения не обнаружено.

Практический интерес представляет и распространение гиф гриба в пределах хвои. Эти характерные черты гриба также могут быть полезными при диагностике болезни. Выяснилось, что грибница в тканях хвои развивается преимущественно в местах, прилегающих к участку, где было проникновение инфекции. Обильное скопление гиф наблюдалось между складчатой паренхимой и эпидермисом, где, собственно, и происходит формирование апотеция. Клетки смоляных ходов и склеренхима хвои также довольно обильно пронизаны гифами. Гифы гриба обнаружены и в древесине сосно-

Данные статистической обработки величин, полученных при замерах длины и ширины спор в условиях Ленинградской области

Размеры спор	Среднеарифметическое M (μ)	Среднеквадратическое отклонение σ (μ)	Коэффициент вариации v (%)	Средняя ошибка m_x (μ)	Показатель точности P (%)
Длина	25.0	±1.78	7.1	0.13	0.5
Ширина	8.6	±0.34	4.0	0.02	0.3

вого молодняка, усохшего от снежного шютте. Повышенное количество гиф наблюдалось в смоляных ходах и сердцевинных лучах.

Календарные сроки развития и созревания апотециев гриба определялись нами в продолжении 3 лет (1959—1961 гг.). Для этого 2—3 раза в месяц собирались образцы сосновой хвои, усохшей от снежного шютте. Для микроскопического анализа и подробного изучения из леса доставлялось 40—50 г хвои, собранной с 15—20 пораженных болезнью сосен. Средний образец отбирался по несколько измененному методу, применяемому для взятия средней пробы при исследовании микофлоры почвы (Ванин, 1934). Хвоя для этого рассыпалась ровным слоем в виде квадрата (25×25 см). Затем квадрат делился по диагоналям на 4 части. Одна из частей разравнивалась вновь до квадрата прежнего размера и так продолжалось до тех пор, пока не оставалось около 200 хвоинок. Отобранная таким образом хвоя тщательно осматривалась под бинокуляром. Часть хвои микроскопировалась.



Рис. 2. Апотеции на продольном срезе хвои в июне. Под темным кроющим слоем с утолщением в центре, — скопление светлого мицелия, из которого будут формироваться сумки со спорами (увел. 120).

Зачатки апотециев в виде мелких темных точек диаметром 0.2 мм появляются на хвое в конце апреля—начале мая. В зачаточном апотеции ткани еще не дифференцированы. Результаты этого процесса обнаруживаются примерно в июне (рис. 2). Тогда же возникают сумки, лишенные спор. Зрелые споры в отдельных сумках появляются в августе. Созревание спор происходит начиная со второй половины сентября. Но при малом количестве осадков в сентябре массовое созревание спор наблюдается в октябре. В лесных питомниках в указанный период следует поэтому проводить однократное профилактическое опрыскивание сеянцев сосны фунгицидом.

В лабораторных условиях проверялась способность спор прорастать в зависимости от температуры. Для этого в период октябрь—апрель 1961—1962 гг. зрелые споры помещались в бюксы с 1—2 мл стерильной воды. Бюксы с хорошо притертой пробкой содержались при температуре 20, 5 и 0°. Спустя 10 дней проводился учет проросших спор. Дружное прорастание спор отмечено лишь при температуре 20° (до 90%). При 5° количество проросших спор сокращалось в 3—4 раза, а при 0° прорастали единичные споры. Выявилась и другая закономерность — способность спор к прорастанию снижается от осенних месяцев к весенним. В апреле, например, в наших опытах при 20° проросло 4% спор.

Температурные границы развития гриба довольно обширны. По сообщению Бъеркмана (Bjorkman, 1948), оптимум роста гриба находится около 15°, но рост мицелия достаточно хорош и при 5° и 0°. При температурах ниже — 5° и выше 25° рост его прекращается. В зависимости от температуры меняется и цвет воздушного мицелия. До 10° цвет его близок к светло-серому, иногда белому. Далее, с увеличением температуры, мицелий принимает последовательно серую, темно-серую и почти черную окраску. Это характерно для чистых культур гриба. В природе воздушный мицелий на хвое меняет цвет от светло-серого в марте к темно-серому в апреле (рис. 3).

Данные Бъеркмана о влиянии температуры на рост воздушного мицелия были проверены на местном материале методом чистых культур. Питательная среда готовилась по рецепту: 500 г пивного сусла (сахаристость 15%), 500 г воды, 12 г агар-агара и 0.15 г лимонной кислоты. Инокулюмом являлись 2—3 споры, а иногда и целиком сумка со спорами. Опыт выполнялся в трехкратной повторности. Полученные данные в основном подтвердили наблюдения Бъеркмана. Лучший рост мицелия происходил при 15°. Но при 25° культуры гриба не образовалось.

Таким образом, требования к питанию, как показали опыты с чистыми культурами, у гриба невысоки, что соответствует и образу жизни гриба под снегом на сосновой хвое. Гриб для питания использует растворимые углеводы, источником азота служит аспарагин, источником углерода — целлюлоза (Bjorkman, 1948). Оптимум pH для вегетативного роста как экзогенного, так и эндогенного мицелия возбудителя снежного шютте находится в пределах 4.0—6.0, причем, по Персону (Pehrson, 1948), при низких температурах с тенденцией в более кислую сторону. Каких-либо особых требований к освещению у гриба не обнаружено. Обычное освещение не стимулирует и не угнетает его.



Рис. 3. Воздушный мицелий на хвое сосны в апреле.

Патогенность гриба проверялась нами посредством искусственного заражения хвои сосен и свежих порубочных остатков. С этой целью в октябре в биогруппы сосен со средней высотой 1.0 м подвешивались на высоту 30—35 см марлевые мешочки, наполненные усохшей сосновой хвоей с апотециями гриба. Весной следующего года оказалось, что в ближайшем соседстве с мешочками на расстоянии 20—40 см хвоя поражена снежным шютте. Она усохла и имела типичный светло-коричневый цвет. На отдельных ветвях образовался воздушный мицелий. Еще более интенсивно прошло заражение свежих порубочных остатков сосны, сложенных в груды высотой 0.5 м.

Было установлено, что болезнетворная способность гриба возрастает, если заражение осуществляется не спорами, а контактом пораженной хвои со здоровой. Как показали опыты, хвоя, пораженная болезнью, в текущем году может вызвать заражение. Хвоя, усохшая от болезни в предыдущие годы, не несет в себе заразного начала и не является источником инфекции, так как апотеции на подобной хвое лишены спор, а мицелий внутри ее погиб.

Литература

Ванин С. И. (1934). Методы исследований грибных болезней леса и повреждений древесины. — Журавлев И. И. (1960). Ход естественного возобновления на вырубках и причины его отпада. В сб. научно-техн. информац. Лен. н.-и. инст. лесн. хоз., 1. — Неводовский Г. С. (1953). Фацидиоз сосны. Бюлл. МОИП, отд. биолог., VIII, 1. — Оль И. А. (1910). О *Phacidium infestans* Karst. как воз-

можном вредителе молодых сосен. Болезни растений, 6. — Я к о в л е в В. Г. (1962). Эпифитотии снежного шютте среди самосева на вырубках. В сб. работ по лесн. хозяйству. Лен. н.-и. инст. лесн. хоз., V.—B j o r k m a n E. (1948). Studier över snöskyttesvampens (*Phacidium infestans* Karst.) biologi samt metodor för snöskyttets bekämpande. Meddel. statens Skogsforskning. inst., 37. — G r e m m e n J. (1959). Über zwei *Phacidiaceae* von *Pinus silvestris*. Phytopathol. Zeitschr., 35. 1. — P e h r s o n S. (1948). Studies in the growth physiology of *Phacidium infestans* Karst. Physiol. Plantarum, I.

Ленинградский
научно-исследовательский
институт лесного
хозяйства.

(Получено 6 IV 1964).

УДК 541.144.7 : 58.035 : 634.948 (23)(479.22)

С. Ш. Читашвили

СВЕТОВЫЕ КРИВЫЕ ФОТОСИНТЕЗА ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ГОРНЫХ ЛЕСОВ ГРУЗИИ

С 3 рисунками

S. SH. CHITASHVILI. THE LIGHT-PHOTOSYNTHETIC RATE CURVES OF THE MAIN FOREST-FORMING TREE SPECIES OF THE MOUNTAIN FORESTS OF GEORGIA

Как известно, световые кривые фотосинтеза отражают характер изменения фотосинтетической деятельности зеленых растений в зависимости от напряженности света. Если эксперименты по изучению такой зависимости будут проведены в условиях оптимальной температуры, влажности воздуха и насыщающей концентрации углекислоты, то плато световой кривой будет представлять максимальную потенциальную величину фотосинтеза (Заленский, 1954).

Выявление потенциальной интенсивности фотосинтеза и той напряженности света, при которой она достигается наряду с теоретическим интересом, имеет также важное практическое значение, так как помогает установить степень изреживания рубками ухода молодых древостоев, при которой их фотосинтетический аппарат (полог древостоев) будет работать с максимальной продуктивностью. Поэтому понятен тот большой интерес, который проявляют ученые к изучению световых кривых фотосинтеза сельскохозяйственных растений. По этому вопросу имеется много работ, в частности, исследования А. А. Ничипоровича (1956, 1963).

Однако экспериментальных данных о величине потенциальной интенсивности фотосинтеза лесообразующих древесных пород еще мало. Такого рода материалы имеются в трудах В. Н. Любименко (1908), В. Н. Любименко и Т. Б. Форш (1923), Л. А. Иванова (1929, 1936, 1946), Люндегорда (1937), Н. Л. Коссович (1936, 1940, 1962), А. В. Савиной (1941, 1956), Рабиновича (1953), В. З. Гулисашвили (1961), и других. Эти данные можно считать основными, ориентирующими лесоводов на необходимость более глубокого и разностороннего изучения экологических факторов, в связи с биологией древесных пород и лесохозяйственными мероприятиями.

В настоящей работе представлены данные о световой зависимости фотосинтеза листьев и хвои, сформировавшихся в разных частях кроны разных древесных пород. Объектами исследования служили лиственные и хвойные породы древесных растений, наиболее характерных для горных лесов Грузии: дуб грузинский *Quercus iberica* Stev. ex M. B., бук восточный *Fagus orientalis* Lipsky, сосна крючковатая *Pinus hamata* D. Sosn., ель восточная *Picea orientalis* (L.) Link и пихта кавказская *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach.

Фотосинтез измерялся радиометрическим методом (Заленский и др., 1955), а освещенность — люксметрами ОЛ-3 и Ю-16.

Эксперименты проводились в местах естественного произрастания древостоев, состоящих из перечисленных древесных пород.

Для опыта одновременно срезали и укладывали в одну и ту же листовую камеру листья и хвою сравниваемых древесных пород и экспонировали их на естественном освещении в разные часы безоблачных и безветренных июльских дней. Одновременное измерение фотосинтеза у разных древесных пород облегчило сравнение их световых кривых, полученных в одинаковых условиях температуры, освещенности и концентрации углекислоты.

Радиометрический метод благодаря возможности сокращения экспозиции до нескольких минут позволяет даже при очень интенсивной радиации, достигающей в наших условиях 160 тыс. лк, проводить эксперименты в оптимальных условиях температуры (20—25°) в листовой камере. Оказалось, что даже при экспозиции, равной одной минуте, поглощенного радиоактивного углерода C^{14} вполне достаточно для того, чтобы по формуле В. Л. Вознесенского (1955) подсчитать потенциальную интенсивность фотосинтеза крон любого дерева.

На рис. 1 изображены световые кривые фотосинтеза дуба грузинского и сосны крючковатой. Из рисунка видно, что световое насыщение хвои, сформированной в верхушечных частях кроны сосны, достигается примерно при 125 тыс. лк для хвои периферических частей кроны, которая сформировалась в условиях относительно ослабленной радиации, — при 110—120 тыс. лк, а для нижних и внутренних частей кроны — при 40—50 тыс. лк.

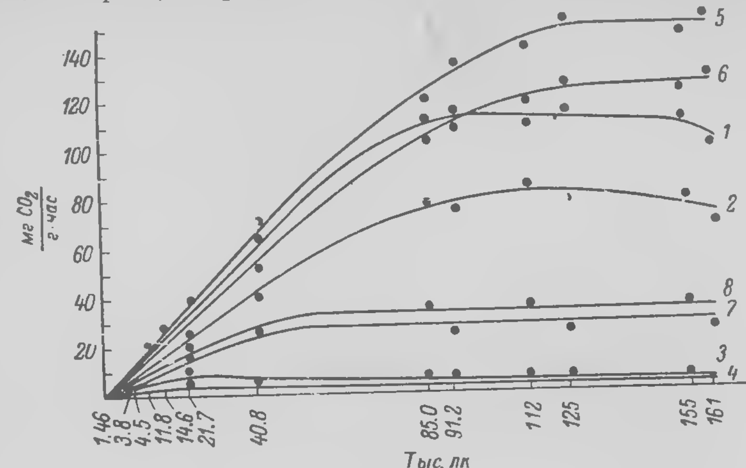


Рис. 1. Световые кривые фотосинтеза листьев дуба грузинского и хвои сосны крючковатой, сформировавшихся в разных частях кроны.

1—4 — фотосинтез листьев дуба, *5—8* — фотосинтез хвои сосны; л и с т ь я и х в о я: *1* и *5* — верхушечные, *2* и *6* — периферийные, *3* и *7* — внутрикронные, *4* и *8* — нижние.

Судя по характеру однотипных кривых фотосинтеза, дуб грузинский является менее светолюбивой породой, чем сосна крючковатая. Здесь уровень плато светового насыщения фотосинтеза и для верхушечных и для периферийных листьев также выше, чем у нижних или находящихся в глубине кроны. Световое насыщение фотосинтеза нижних и внутрикронных листьев дуба наступает при 20—30 тыс. лк, т. е. при гораздо более низких интенсивностях света, чем у сосны.

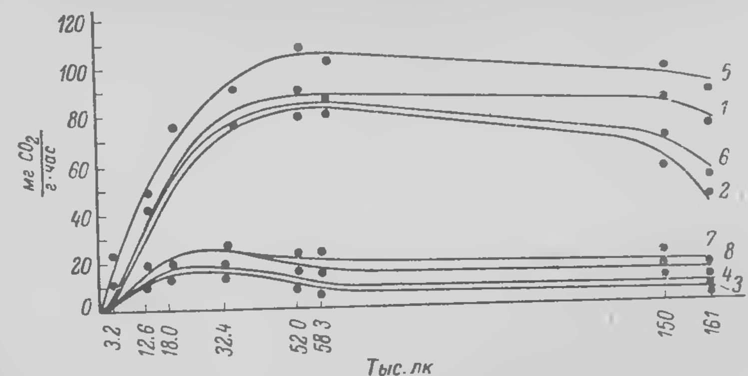


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза различных типов хвои ели восточной и пихты кавказской.

1—4 — фотосинтез ели восточной, *5—8* — фотосинтез пихты кавказской; х в о я: *1* и *5* — верхушечная, *2* и *6* — периферийная, *3* и *7* — внутрикронная, *4* и *8* — нижняя.

На рис. 2 представлены данные, показывающие зависимость фотосинтеза от интенсивности света у теневыносливых пород — ели восточной и пихты кавказской. Как видно из рис. 2, световые кривые исследованных видов пихты и ели очень близки между собой. Заметно различаются лишь световые кривые хвои, сформировавшейся в верхушечных и периферийных частях кроны этих пород. Вместе с тем уровень плато кривых, показывающий интенсивность фотосинтеза при насыщающем освещении, несколько выше у пихты кавказской, что говорит об относительно большем светолюбии этой породы. Интенсивность света, насыщающая фотосинтез хвои, сформировавшейся

в верхушечных и периферийных частях кроны, у обоих пород близка к 30—35 тыс. лк, а для хвои с нижних и внутрикронных частей — около 18—20 тыс. лк.

На рис. 3 представлены данные, характеризующие световые кривые фотосинтеза бука восточного. Из рисунка видно, что световое насыщение фотосинтеза верхушечных и периферийных листьев бука достигается примерно при 55—60 тыс. лк. При освещенности выше 125 тыс. лк наблюдается снижение интенсивности фотосинтеза, особенно значительное у периферийных листьев. Это, по-видимому, объясняется перегреванием листьев при высокой интенсивности освещения.

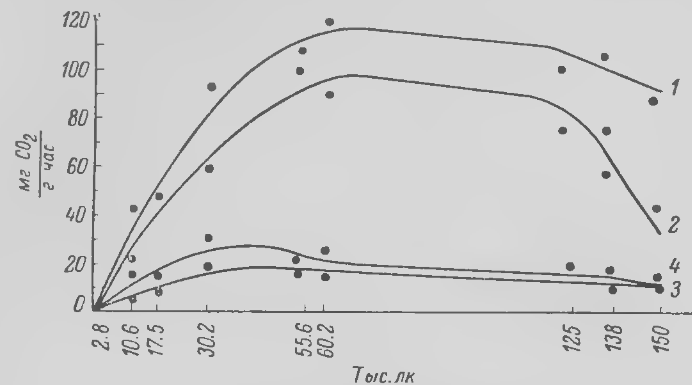


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза листьев бука восточного, сформировавшихся в разных частях кроны.

Листья: 1 — верхушечные, 2 — периферийные, 3 — внутрикронные, 4 — нижние.

Точно также у ели восточной и пихты кавказской наблюдалось снижение интенсивности фотосинтеза при высокой освещенности (160 тыс. лк), но только у хвои периферийных частей кроны.

Сравнивая величины интенсивности освещения, насыщающие фотосинтез, полученные нами у бука восточного (55—60 тыс. лк) с данными Л. А. Иванова (1936) для бука обыкновенного (30 тыс. лк), можно отметить различие между этими видами. По-видимому, главная причина расхождений, помимо экологических особенностей сравниваемых древесных пород, заключается в различных методах определения фотосинтеза. Данные Иванова получены с помощью очень популярного среди лесоводов метода ассимиляционных колб (Иванов и Коссович, 1946), при котором длительность экспозиции должна быть не меньше 5—10 мин. При таких экспозициях под воздействием солнечной радиации, превышающей 30 тыс. лк, происходит сильное перегревание листьев в колбах, которое может нарушить нормальный ход фотосинтеза. Радиометрический же метод определения фотосинтеза, как уже говорилось, до некоторой степени позволяет избежать перегревания листа в листовой камере путем сокращения экспозиции до 1 мин. Следовательно он дает возможность получить более достоверные данные об интенсивности фотосинтеза даже при очень высокой радиации.

Исследования световых кривых фотосинтеза различных древесных пород должны помочь лесоводам в подыскании мероприятий, способствующих повышению продуктивности древостоев.

Литература

Вознесенский В. Л. (1955). Количественные измерения интенсивности фотосинтеза при помощи радиоактивного изотопа C^{14}. Бот. журн., 3. — Гулисашвили В. З. (1961). Экология растений. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. — Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Иванов Л. А. (1929). Солнечная энергия и ее использование растением. Научн. слово, 3. — Иванов Л. А. (1936). Физиология растений. — Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1946). Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционных колбах. Бот. журн., 5. — Коссович Н. Л. (1936). Физиологический анализ при рубках ухода. Журн. Лесн. хоз. и лесоэконом., 10. — Коссович Н. Л. (1940). Влияние рубок ухода на ассимиляцию, осветление и прирост ели в елово-лиственном древостое. Тр. Центр. н.-и. инст. лесн. хоз., 7. — Коссович Н. Л. (1962). Динамика световых условий под пологом елово-лиственного древостоя в связи с рубками ухода за лесом. В кн.: Физиология древесных растений. — Любименко В. Н. (1908). Новые исследования по ассимиляции светолюбивых и теневыносливых пород. Лесн. журн., 4. — Любименко В. Н. и Т. Б. Форш. (1923). К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев. Изв. Петрогр. научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 6. — Люндегорд Г. (1937). Влияние климата и почвы на жизнь растений. — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. — Ничипорович А. А. (1963). О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. В сб. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез. ИЛ. — Савина А. В. (1941). Изучение влияния рубок ухода на световой режим и энергию ассимиляции в сосновых насаждениях. Тр. Всес. н.-и. инст. лесн. хоз., 21. — Савина А. В. (1956). Физиологическое обоснование рубок ухода. — Читашвили С. Ш. (1960). Фотосинтез сосновых насаждений в связи с рубками ухода. Сообщ. АН ГрузССР, 5. — Читашвили С. Ш. (1963). Опыт применения радиометрического метода определения фотосинтеза в лесоведении. Бот. журн., 3.

Институт леса Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

(Получено 12 III 1964).

УДК 582.4./9 : 577.95 : 581.143.5 : 581.45 : 58.01/.07

Ю. З. Кулагин

О СПОСОБНОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К ПОВТОРНОМУ ОБЛИСТВЕНИЮ

U. Z. KULAGIN. ON THE CAPACITY FOR REPEATED FOLIATION IN ARBOREOUS PLANTS

В индустриальных районах страны весьма актуальной задачей является озеленение задымляемых территорий с помощью газоустойчивых видов деревьев и кустарников. Однако до сих пор остаются слабо изученными причины различной устойчивости древесных растений к токсичным газам, входящим в состав дымовых отходов. Это особенно относится к Предуралью и Южному Уралу с интенсивно развивающейся нефтеперерабатывающей и металлургической промышленностью. В связи с этим нами было проведено изучение способности к повторному облиствению различных видов деревьев и кустарников, поскольку именно эта способность часто определяет долговечность насаждений на задымляемых территориях.

Опыты проводились на здоровых нормально развитых деревьях в возрасте 20—30 лет и кустарниках 8—14 лет, произрастающих на свежей темно-серой лесной суглинистой почве (г. Уфа). Дефолиация осуществлялась путем срезания всех листьев со скелетных ветвей кроны деревьев и с отдельных стволиков кустарников. Повторность была 3-кратной. Следует подчеркнуть, что при данном (механическом) способе дефолиации мы в значительной мере имитируем сильные поражения облиственных побегов сернистым ангидридом, поскольку последний уничтожает лишь листья, не нанося заметных повреждений почкам и стеблям (Крокер, 1950). Именно поэтому безлистые в результате газового поражения побеги вновь покрываются листвой.

Объясняя факты высокой газоустойчивости ряда видов деревьев и кустарников, обладающих газочувствительными легко повреждаемыми листьями, Н. П. Красинский (1937) предложил выделить особый вид газоустойчивости — биологическую газоустойчивость. Она заключается в быстром восстановлении листвы деревьев и кустарников, у которых листья погибли в результате сильного поражения газом, в частности, сернистым ангидридом. В дальнейшем Е. И. Князева (1950 : 141) подвергла специальному изучению этот вид газоустойчивости и пришла к следующим выводам: «Говоря о биологической газоустойчивости, нужно иметь в виду, что у одной и той же древесной породы величина ее непостоянна. Биологическая газоустойчивость, хорошо выраженная в первой половине лета, затем падает и в конце лета сводится почти на нет. Это объясняется приостановкой роста наших деревьев и кустарников во второй половине лета. У экзотов, поскольку они растут до осени, биологическая газоустойчивость не теряется до конца вегетации. Так как биологическая газоустойчивость связана со способностью растений быстро развивать взамен поврежденных газами листьев и побегов новые листья и побеги, она в значительной мере определяется скоростью роста. Скорость роста в известном смысле может считаться показателем биологической газоустойчивости». Однако для подтверждения этих взглядов Князева использовала скудный фактический материал. В работах других исследователей этот вопрос не получил развития, они приводят лишь отрывочные данные. Так, например, В. В. Шабловский и Н. П. Красинский (1950) отметили факты неоднократного восстановления листвы после газовых поражений у тополя и рябины. М. В. Булгаков (1958) сообщает, что тополь бальзамический восстанавливает листву в течение 3—4 недель, если газовое поражение кроны было в первой половине вегетационного периода. Жимолость татарская восстанавливает листву только при газовых поражениях в течение первой половины вегетации. Липа и береза не восстанавливают листву в период всей вегетации. Таковы сведения о биологической газоустойчивости древесных растений.

Прежде всего важно выяснить вопрос о продолжительности сохранения способности к восстановлению листьев и количестве облиствений в течение периода вегетации при разных сроках дефолиации. На основании данных, представленных в табл. 1, все изученные виды можно объединить в следующие группы: 1) виды со слабой (восстанавливают листву только один раз) и непродолжительной (в раннелетний период)

способностью к повторному облиствению: к ним относятся сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* L., жимолость татарская *Lonicera tatarica* L., липа мелколистная *Tilia cordata* Mill., ясень зеленый *Fraxinus viridis* Michx.; 2) виды со слабой, но более продолжительной (до середины июля) способностью к повторному облиствению; это — тополь бальзамический *Populus balsamifera* L., лиственница Сукачева *Larix sukaczewii* Dyl.; 3) виды с более сильной (могут восстанавливать листву 1—2 раза), но сходной (с предыдущей группой) по продолжительности способностью к повторному облиствению; к этой группе относятся лещина обыкновенная *Corylus avellana* L., желтая акация *Caragana arborescens* Lam., дуб черешчатый *Quercus robur* L., вяз гладкий *Ulmus laevis* Pall., клен ясенелистный *Acer negundo* L., клен остролистный *Acer platanoides* L., рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., черемуха обыкновенная *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.; 4) виды с сильно выраженной (восстанавливают листву 3—5 раз), но также относительно непродолжительной (до середины июля) способностью к повторному облиствению; к ним относятся береза повислая *Betula pendula* Roth, ольха серая *Alnus incana* L.; 5) виды с сильно выраженной и весьма продолжительной (до конца августа) способностью к восстановлению листвы; это — аморфа кустарниковая *Amorpha fruticosa* L., белая акация *Robinia pseudoacacia* L., смородина черная *Ribes nigrum* L., малина обыкновенная *Rubus idaeus* L.

Сопоставление данных, представленных в табл. 1 и 2, дает возможность установить характер зависимости повторного облиствения от продолжительности роста побегов в длину. Выясняется, что тесной связи между выраженностью свойства облиствения и периодом роста побегов нет. Так, сирень, лиственница, береза, белая акация, аморфа и ольха действительно образуют новые листья только в период роста побегов. Однако удаление растущих верхушек побегов привело к полной потере способности облиствения только у сирени. Все остальные виды образовывали новые листья благодаря возникновению пролептических (регенеративных) побегов при повреждении растения (см. Грудзинская, 1960).

ТАБЛИЦА 1

Количество повторных облиствений у разных видов деревьев и кустарников при различных сроках постоянной дефолиации (1963 г.)

Виды	Сроки первоначального удаления листьев								
	19 V	28 V	10 VI	19 VI	28 VI	9 VII	29 VII	20 VIII	10 IX
	количество облиствений								
Сирень обыкновенная	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Жимолость татарская	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Ясень зеленый	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Липа мелколистная	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Тополь бальзамический	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Лиственница Сукачева	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Желтая акация	2	1	1	1	0	0	0	0	0
Рябина обыкновенная	2	1	1	1	0	0	0	0	0
Дуб черешчатый	2	1	1	1	1	0	0	0	0
Клен ясенелистный	2	1	1	1	1	0	0	0	0
Вяз гладкий	2	1	1	1	1	1	0	0	0
Черемуха обыкновенная	2	2	1	1	1	0	0	0	0
Лещина обыкновенная	2	2	2	1	1	1	0	0	0
Клен остролистный	2	2	2	2	1	0	0	0	0
Береза повислая	3	2	2	1	0	0	0	0	0
Белая акация	3	3	3	3	2	1	1	1	0
Аморфа кустарниковая	4	4	4	4	3	2	1	1	0
Смородина черная	4	2	2	2	1	1	1	1	0
Малина обыкновенная	4	3	2	2	2	2	1	1	0
Ольха серая	5	3	2	2	1	1	0	0	0

У жимолости, ясеня, клена ясенелистного и лещины повторное облиствение происходит не только в период роста побегов, но и после его завершения в течение относительно непродолжительного времени — около двух недель. Липа, тополь, желтая акация, рябина и смородина эту способность сохраняют в течение более продолжительного времени — до одного месяца. Наиболее длительное время, более одного месяца, после прекращения роста побегов в длину сохраняется способность повторного облиствения у дуба, вяза, черемухи и клена остролистного. Важно отметить, что у последней группы видов наблюдается относительно короткий (16—20 дней) период роста побегов. Вероятно, потеря способности к повторному облиствению определяется процессом перехода почек в состояние глубокого покоя в связи с их подготовкой

ТАБЛИЦА 2

Продолжительность роста побегов в длину у различных видов деревьев и кустарников (1963 г.)

Виды	Начало роста	Конец роста	Продолжительность роста в днях
Сирень обыкновенная	4 V	26 V	22
Жимолость татарская	4 V	24 V	20
Ясень зеленый	8 V	20 V	12
Липа мелколистная	11 V	22 V	11
Тополь бальзамический	6 V	4 VI	29
Лиственница Сукачева	29 V	16 VII	48
Желтая акация	8 V	25 V	17
Рябина обыкновенная	6 V	22 V	14
Дуб черешчатый	9 V	27 V	18
Клен ясенелистный	5 V	25 VI	51
Вяз гладкий	7 V	25 V	18
Черемуха обыкновенная	4 V	20 V	16
Лещина обыкновенная	5 V	13 VII	69
Клен остролистный	6 V	26 V	20
Береза повислая	5 V	24 VI	50
Белая акация	16 V	25 VIII	101
Аморфа кустарниковая	18 V	28 VIII	101
Смородина черная	1 V	2 VIII	93
Малина обыкновенная	3 V	5 VIII	94
Ольха серая	11 V	17 VII	67

к зиме. Подтверждением этого предположения могут служить результаты исследований Л. И. Сергеева, К. А. Сергеевой и В. К. Мельникова (1961), проведенных в условиях г. Уфы. Полученные данные показывают также, что ярко выраженной и длительной способностью к повторному облиствению могут обладать не только интродуцированные (белая акация, аморфа), но и местные виды (смородина, малина, ольха). Мнение о том, что скорость роста ствола дерева или кустарника может считаться показателем биологической газоустойчивости, не может быть признано правильным. Очевидно, что повышение биологической газоустойчивости происходит при увеличении продолжительности периода роста побегов в длину и более позднем вхождении почек в состояние глубокого покоя.

На процесс повторного облиствения заметное влияние могут оказывать погодные условия и прежде всего температура воздуха. Так, заметное похолодание воздуха в конце мая (до —0.9°) отрицательно повлияло на темпы облиствения побегов у ряда видов и, в частности, у жимолости, тополя, желтой акации, вяза, лещины. У них длительность отрастания новых листьев возросла до 20 дней, тогда как в теплое время (конец июня, июль) она составляла 7—10 дней. Эти данные, легко объяснимые тесной зависимостью ростовых процессов от температуры, могут быть полезны при уяснении значительных колебаний биологической газоустойчивости в разных географических пунктах, в зависимости от их зональных различий, и в разные годы (Шабликовский и Красинский, 1950; Булгаков, 1958).

Рассмотрим еще один вопрос. Как мы видели, различные виды деревьев и кустарников теряют способность к повторному облиствению в разное время вегетационного периода. Лишенные же листьев побеги могут погибать от летнего иссушения. Наши наблюдения показали, что безлистные побеги многих видов действительно погибают (табл. 3).

Периодом наибольшей уязвимости безлистных побегов в связи с действием иссушающих факторов или критическим периодом у них является чаще всего конец июня и июль, когда новообразования листьев нет, засухоустойчивость безлистных побегов незначительна, а напряженность иссушающих факторов велика. Следует отметить, что в августе и особенно в сентябре безлистные побеги у всех видов сохраняют жизнеспособность. Это может быть объяснено, с одной стороны, ослаблением напряженности иссушающих факторов, а с другой — повышением засухоустойчивости побегов благодаря более полной морфологической сформированности. Важно отметить, что целый ряд видов (лещина обыкновенная, клен остролистный, клен ясенелистный, белая акация, аморфа кустарниковая, смородина черная, малина обыкновенная, ольха серая), несмотря на систематическое удаление листьев, не страдает от летнего иссушения.

Итак, биологическая газоустойчивость древесных растений представляет собой достаточно сложное явление, она базируется на способности побегов к повторному облиствению. Эта способность у разных видов выражена в различной степени и определяется не только продолжительностью роста побегов в длину, но и функциональным состоянием почек. Сохранение жизнеспособности побегов при летних поражениях листьев обусловливается не только образованием новых листьев, но и засухоустой-

ТАБЛИЦА 3

Продолжительность критического периода у безлистных побегов различных видов деревьев и кустарников (1963 г.)

Виды	Начало — срок последней дефолиации, после которой побеги теряют способность к облиствению и гибнут от иссушения	Конец — срок, после которого дефолиированные побеги остаются живыми	Продолжительность критического периода (в днях)
Сирень обыкновенная	28 V	9 VII	41
Жимолость татарская	19 VI	10 VIII	52
Липа мелколистная	28 VI	28 VII	30
Ясень зеленый	19 VI	18 VII	29
Тополь бальзамический	18 VII	28 VII	10
Лиственница Сукачева	18 VII	28 VII	10
Желтая акация	28 VI	28 VII	30
Дуб черешчатый	1 VII	2 VIII	32
Вяз гладкий	19 VII	29 VII	10
Рябина обыкновенная	20 VI	5 VIII	46
Черемуха обыкновенная	10 VII	5 VIII	26
Береза повислая	29 VI	29 VII	30

чивостью побегов в безлистном состоянии. В последнем случае существенное значение имеют критические периоды в связи с воздействием летних иссушающих факторов (Седашева, 1957; Turunaru, Bîndiu, 1962). В наших опытах начало критического периода определялось сроком последней дефолиации, после которой побеги теряли способность к облиствению и гибли от иссушения, а конец — сроком, после которого дефолиированные побеги оставались живыми.

Нами установлено, что ряд видов, как например сирень обыкновенная, жимолость татарская, рябина обыкновенная, имеют значительную (41—52 дня) продолжительность критического периода, тогда как у других (тополь, лиственница, вяз) она невелика; у липы, ясеня, желтой акации, дуба, черемухи, березы критический период равняется примерно одному месяцу. Представляют большой интерес лещина, клен остролистный и ясенелистный, белая акация, аморфа, смородина, малина и ольха, у которых при систематическом удалении листьев критический период не возникает.

Таким образом, способность к повторному облиствению связана не только с новообразованием листьев при нормально продолжающемся росте побегов в длину, но и с формированием пролептических (регенеративных) побегов. У разных видов деревьев и кустарников эта способность сильно варьирует как по продолжительности, так и по количеству восстановлений новых листьев в течение вегетации. Наибольшую ценность при озеленении территорий, подвергающихся редким, но сильным газовым атакам, представляют виды с ярко выраженной и длительной способностью к восстановлению листьев и отсутствием критических периодов. К ним прежде всего необходимо отнести белую акацию, клен ясенелистный, ольху серую, смородину черную.

Литература

Булгаков М. В. (1958). Опыт озеленения г. Красноуральска. Матер. по озеленению городов Урала, 1. Грудзинская И. А. (1960). Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Бот. журн., 7. — Князева Е. И. (1950). Газоустойчивость растений в связи с их систематическим положением и морфолого-анатомическими и биологическими особенностями. В сб.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. — Красинский Н. П. (1937). Озеленение промплощадок дымоустойчивым ассортиментом. — Крокер В. (1950). Рост растений. — Седашева Г. Я. (1957). К вопросу о росте дуба в культурах. Тр. Башкирск. с.-х. инст., 8. — Сергеев Л. И., К. А. Сергеева и В. К. Мельников. (1961). Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. — Шабловский В. В. и Н. П. Красинский. (1950). Повреждения зеленых насаждений дымовыми отходами на промплощадках цветной металлургии. В сб.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. Turunaru V., C. Bîndiu. (1962). Cercetări privind infuenta defolierilor asupra proceselor de crestere si transpiratie la stejarul pedunculat (*Quercus robur* L.). Studii si cercetări biol. Acad. RPR. Ser. biol. veget., 14, 1.

Башкирский государственный университет, г. Уфа.

(Получено 27 VII 1964).

УДК 546.34 : 58 (575.1)

Л. А. Ездакова

СОДЕРЖАНИЕ ЛИТИЯ В РАСТЕНИЯХ ЗЕРАВШАНСКОЙ ДОЛИНЫ

L. A. YEZDAKOVA. LITHIUM CONTENT IN THE PLANTS OF THE ZERAVSHAN VALLEY

Литий является одним из наиболее слабо изученных микроэлементов. Он оказывает положительное действие на посевные качества семян, водный режим, болезнестойкость и урожай некоторых растений (табак, сахарная свекла и другие), в то же время токсичен для цитрусовых и авокадо. По данным Лаборатории биогеохимии Академии наук СССР (Бодунков, 1939), содержание его в 56 образцах наиболее изученных растений европейской части СССР колеблется от $2.1 \cdot 10^{-5}$ до $7.5 \cdot 10^{-3}$% на золу и только в одном случае у *Thalictrum minus* L. концентрация лития составляет $1.5 \cdot 10^{-2}$%. Д. Н. Иванов и В. С. Муратова (1954) определили литий в 6 видах растений, характерных для засоленных почв Азербайджана, Средней Азии и других республик. Они нашли, что содержание его невелико и варьирует в пределах $1—4 \cdot 10^{-4}$% от сухого веса. За рубежом этот вопрос освещен значительно шире (Tschermak, 1899; Robinson и др.; 1917; Linstow, 1929; Bertrand, 1949, 1952, 1959а, 1959б, 1959в и др.). Но результаты исследований иностранных авторов в наших условиях могут служить только для ориентации, так как поступление микроэлементов в растения зависит от комплекса условий окружающей среды.

В задачу настоящего исследования входило установить содержание лития в наиболее распространенных растениях Зеравшанской долины. При подборе проб предпочтение оказывали растениям литиелюбам и содержащим литий в небольших количествах.

Определение лития проводили в Лаборатории биогеохимии Самаркандского университета спектральными методами А. К. Русанова и др. (1960) и П. А. Степанова и др. (1958). Контрольные анализы выполнялись в Центральной химико-аналитической лаборатории Министерства геологии и охраны недр СССР и в Аналитической лаборатории Института общей химии АН БССР. Сходимость результатов удовлетворительная. Полученные нами данные сведены в таблицу.

Изученные растения были собраны с почв, покрывающих самые различные горные породы (аляскиты, граниты, диориты, сиениты, сланцы, известняки и глины третичного периода), и с аллювиальных отложений в полосе богарного и поливного земледелия. Следует отметить, что верхняя граница содержания лития в большинстве растений, особенно в пасленовых и лютиковых (см. таблицу), значительно превосходит количества, приводимые Б. И. Бодунковым (1939) и А. П. Виноградовым (1957) для СССР и Бертраном (Bertrand, 1952, 1959а, 1959б, 1959в) для Франции. Исключение составляют гвоздичные и губоцветные. Во Франции (Bertrand, 1959а) некоторые представители гвоздичных (*Stellaria media*) накапливают лития примерно в 35 раз больше среднего содержания его у двудольных. Повышенная потребность гвоздичных в литии отмечается также в работах Пуччини (Puccini, 1957) и Мамели Кальвино (Mameli Calvino, 1959). В Италии они получили положительные результаты при подкормке гвоздики солями лития.

В условиях Зеравшанской долины на фоне изученных растений представители гвоздичных не выделяются повышенным содержанием лития. Следовательно, у нас пока нет оснований характеризовать их как литиелюбов. Из губоцветных заслуживает внимания *Phlomis thapsoides* (см. таблицу). Он способен отражать обогащение литием окружающей среды.

Высокое содержание лития в растениях Зеравшанской долины, по сравнению с растениями Франции, объясняется не только условиями произрастания. Дело в том, что Бертран (1952, 1959а, 1959б, 1959в) анализировал преимущественно целые растения. Кроме того, как свидетельствуют его данные, время сбора образцов не всегда падало на период цветения. Мы же анализировали не только целые растения, но и отдельные органы. Более того, дробили последние по возрастному признаку. Сбор проводили в течение всего вегетационного периода, включая фазы цветения и плодоношения. Максимальные цифры содержания лития (см. таблицу) приходятся преимущественно на листья нижних ярусов в период цветения.

У других изученных двудольных, не вошедших в таблицу (семейства *Crassulaceae*, *Plumbaginaceae*, *Platanaceae*, *Salicaceae*, *Convolvulaceae*, *Moraceae*, *Gentianaceae*, *Linaceae*, *Anacardiaceae* и др.), содержание лития колеблется в среднем от 0.07 до 43 мг на 1 кг золы. Только у двух представителей *Geraniaceae* — *Geranium regelii* Nevski и *Biebersteinia multifida* DC. содержание его достигает соответственно 90 и 150 мг/кг. Относительно много лития накапливают *Capparis spinosa* L. (от 10.0 до 73.2 мг/кг) и *Berberis* sp. (от 1.3 до 70.0 мг/кг).

Что касается изученных однодольных (*Liliaceae*, *Iridaceae*), то для представителей их характерно более или менее постоянное содержание лития без резких колебаний между нижней и верхней границами. У 33 изученных видов количество лития колеблется в среднем от 2.0 до 23 мг/кг.

Интересные данные о количестве лития в некоторых пасленовых и мальвовых получены нами в условиях эксперимента. В вегетационных опытах 1958—1961 гг. мы

Содержание лития в растениях Зеравшанской долины

Семейства и виды [1]	Количество исследованных образцов	Содержание лития (мг/кг золы)
Solanaceae		
Lycium ruthenicum Murr.	67	10.0—9000
L. dasystemum Pojark.	83	10.0—2900
L. turcomanicum Turcz.	37	5.0—1670
L. chinensis Mill.	1	100.0
Datura stramonium L.	24	1.0—150
Solanum nigrum L.	25	1.0—200
S. melongena L.	5	5.0—730
S. depilatum Kitagawa	5	0.1—310
S. tuberosum L.	8	10.0—160
S. olgae Pojark.	5	30.0—40
Nicotiana tabacum L.	68	55.2—625
Hyoscyamus niger L.	25	3.2—556
Lycopersicon esculentum Mill.	15	0.9—123
Ranunculaceae		
Ranunculus sceleratus L.	44	10.0—750
R. arvensis L.	17	10.0—1100
R. baldshuanicus Rgl. ex Kom.	2	20.0—150.5
Delphinium semibarbatum Bienert ex Boiss.	15	10.0—35
D. barbatum Bge.	12	1.5—50
Clematis orientalis L.	33	10.0—410
Thalictrum minus L.	17	10.0—500
Eranthis longistipitata Rgl.	15	9.0—20
Aquilegia vulgaris L.	5	3.0—85
Malvaceae		
Gossypium hirsutum L.	35	0.2—122
Abutilon theophrasti Med.	9	4.0—32
Alcea nudiflora (Lindl.) Boiss.	5	9.3—22
Caryophyllaceae		
Dianthus tetralepis Nevski	11	7.0—40
Silene gebleriana Schrenk	15	5.3—10
Stellaria fontana M. Pop.	13	7.0—30
Labiatae		
Mentha arvensis L.	9	10.0—42
M. longifolia (L.) Huds.	33	3.0—65
Perovskia scrophulariifolia Bge.	12	5.5—50
Phlomis thapsoides Bge.	517	0.01—440
Salvia sclarea L.	22	1.0—112
Ziziphora tenuior L.	50	0.3—50
Nepeta podostachys Benth.	5	1.0—10
Lagochilus zeravschanicus Knorr.	7	2.0—3.3
L. inebrians Bge.	12	0.1—43
Rosaceae		
Crataegus pontica C. Koch	24	0.2—24
C. turkestanica Pojark.	7	0.2—20
Rosa canina L.	10	10.0—15
Amygdalus bucharica Korsh.	20	1.0—26
Hulthemia persica Michx.	43	2.3—40
Rubus caesius L.	5	10.0—23
Potentilla desertorum Bge.	10	1.1—20
Armeniaca sp.	16	1.0—31
Boraginaceae		
Onosma dichroanthum Boiss.	7	3.4—10

[1] Расположение растений по степени изученности и чувствительности к литию.

Семейства и виды	Количество исследованных образцов	Содержание лития (мг/кг золы)
Echium italicum L.	12	3.0—10
Heliotropium dasycarpum Ledeb.	8	2.3—9
Myosotis suaveolens Willd.	5	0.6—15
Trichodesma incanum (Bge.) DC.	5	1.5—10
Scrophulariaceae		
Verbascum bactrianum Bge.	17	9.8—400
V. songoricum Schrenk	22	8.8—200
Dodartia orientalis L.	5	1.0—41
Leguminosae		
Astragalus paliurus Boriss.	58	1.1—90
A. sieversianus Pall.	20	2.3—100
A. stenocystis Bge.	10	0.8—60
Colutea rostrata Summ.	23	6.0—30
Glycyrrhiza glabra L.	6	1.7—34
Onobrychis echidna Lipsky	5	7.7—22
Alhagi kirghisorum Schrenk	60	0.73—100
Psoralea drupacea Bge.	5	1.6—10
Goebelia pachycarpa Bge. ex Boiss.	10	2.6—10
Medicago sativa L.	10	12.0—100
Compositae		
Centaurea squarrosa Willd.	300	0.1—400
Artemisia herba alba Asso	735	0.1—330
A. dracunculus L.	25	1.0—27
A. tournefortiana Reichb.	32	1.0—20
Lepidolopha nuratavica Krasch.	25	0.5—92
Cousinia decurrens Rgl.	5	1.0—15
Cirsium vulgare Airy-Shaw.	6	7.6—500
Eryngium macrocalyx Schrenk	15	1.0—415
Inula grandis Schrenk	5	2.0—22
Achillea trichophylla Schrenk	5	6.0—8
Acroptilon picris (Pall.) C. A. Mey.	5	2.0—50
Sonchus asper (L.) Hill.	2	207.3—420
Zygophyllaceae		
Zygophyllum fabago Boriss.	28	0.09—33
Peganum harmala L.	18	0.6—40
Chenopodiaceae		
Beta vulgaris L.	12	0.2—167
Cruciferae		
Sisymbrium subspinescens (Fisch. et Mey.) Bge.	5	0.32—10
Crambe kotschyana Boiss.	3	2.0—11
Malcolmia trichocarpa Boiss.	12	0.9—9
Tamaricaceae		
Tamarix sp.	38	0.03—26
Cupressaceae		
Juniperus sp.	10	0.1—10
Gramineae		
Zea mays L.	20	3.0—80
Stipa hohenackeriana Trin. et Rupr.	5	2.2—10
Cynodon dactylon (L.) Pers.	5	1.0—10
Taeniatherum crinitum (Schreb.) Nevski	5	0.6—12
Boissiera squarrosa Nevski	5	0.3—7
Poa bulbosa L.	5	5.0—10
Bromus oxyodon Schrenk	5	3.0—17
Triticum sp.	5	3.0—8
Festuca pratensis Huds.	5	6.2—15

проводили подкормку нитратом и сульфатом лития табака, двух видов дерезы — *Lycium ruthenicum* Murr., *L. turcomanicum* Turcz., белены *Hyoscyamus niger* L., дурмана *Datura stramonium* L., хлопчатника, и в полевых условиях — табака, дурмана и канатника *Abutilon theophrasti* Medic. Содержание лития при этом очень сильно возрастало во всех вегетативных органах указанных растений. В семенах количество его тоже повышалось по сравнению с контролем, но было более или менее стабильным по вариантам опыта.

Исследования показали, что поступление лития в растения не всегда соответствует вносимым дозам. До определенного момента в растениях действует «механизм», препятствующий проникновению избытка лития в ткани. Особенно оберегаются молодые органы. В верхушечных листьях, образующихся побегах и репродуктивных органах лития всегда значительно меньше, чем в листьях нижних ярусов и перезревших плодах. Это относится даже к таким литиелюбам, как пасленовые. Но чрезмерно высокие концентрации лития в среде постепенно отравляют ткани. Барьерные функции при этом нарушаются. Литий, свободно проникая внутрь, может вызвать гибель растений. Скорость наступления последней зависит не только от сопротивляемости организма, а прежде всего от видовых особенностей растения. Согласно литературным данным, особой чувствительностью к литию обладают цитрусовые. Алдрих с сотрудниками (Aldrich и др., 1951а, 1951б) и другие исследователи отмечали пятнистость листьев и гибель растений при незначительном содержании лития в почве или поливных водах.

В наших опытах (1960 г.) табак развивался почти нормально со следами сильной литиевой интоксикации на листьях нижних ярусов. Содержание лития в них достигало небывало огромных величин — 20.3 г/кг золы или 6.13 г/кг сухого вещества. В верхушечных листьях этих растений содержание лития достигало 1.4 г/кг золы или 361.5 мг/кг сухого вещества, в бутонах его было соответственно 2.2 г/кг и 309.3 мг/кг, в цветках — 1.39 г/кг и 215.8 мг/кг, а в семенах — 1.1 г/кг золы и 37.4 мг/кг воздушно-сухого вещества. Пятнистые листья табака нижних и средних ярусов отличались крупными пластинками, но были совершенно непригодны как сырье. Семена же, собранные с пораженных растений, оказались вполне жизнеспособными и дали дружные всходы на 2—3 дня раньше контрольных.

На основании проведенных исследований представляется возможным утверждать, что растения Зеравшанской долины могут содержать сравнительно высокие количества лития. Локализуется он во всех органах. Накапливается преимущественно в листьях нижних ярусов, достигая максимума в фазе цветения. При подкормке растений солями лития до определенных пределов, различных у разных видов, содержание лития возрастает во всех органах. Табак, например, без особого вреда способен накапливать большие количества лития.

Литература

Бодунков Б. И. (1939). К вопросу о распределении лития в растениях. Тр. биогеохим. лабор. АН СССР, V. — Виноградов А. П. (1957). Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. — Иванов Д. Н. и В. С. Муратова. (1954). Распределение лития в засоленных почвах. Тр. Почв. инст. им. Докучаева, 44. — Русанов А. К., В. М. Алексеева, В. Г. Хитров. (1960). Количественное спектральное определение редких и рассеянных элементов. — Степанов И. А., Е. А. Сергеев и М. В. Белобрагина. (1958). Методика полуколичественного спектрального анализа металлометрических проб на редкие и щелочные элементы. — Aldrich D. G., A. P. Vanselow a. G. R. Bradford. (1951a). Lithium toxicity in citrus. Calif. Agric., 5, 10. — Aldrich D. G., A. P. Vanselow a. G. R. Bradford. (1951b). Lithium toxicity in citrus. Soil. Sci., 71, 4. — Bertrand D. (1949). Sur la diffusion du lithium dans les graines. Bull. Soc. Chim. Biol., 31, 1. — Bertrand D. (1952). Sur la répartition du lithium chez les phanérogames. C. R. Acad. Sci., 234, 21. — Bertrand D. (1959a). Nouvelles recherches sur la répartition du lithium chez les phanérogames. C. R. Acad. Sci., 249, 5. — Bertrand D. (1959б). Influence de l'humidité du milieu sur la teneur en lithium des phanérogames. C. R. Acad. Sci., 249, 7. — Bertrand D. (1959в). Influence de l'altitude sur la teneur en lithium des plantes phanérogames. C. R. Acad. Sci., 249, 6. — Linstow O. (1929). Die natürliche Anreicherung Metallsalzen und anderen anorganischen Verbindungen in den Pflanzen. — Mameli Calvino E. (1959). Gli elementi micronutritivi nella nutrizione delle piante da fiore. Rev. Ortoflorofruttic. Ital., 43. — Puccini G. (1957). Azione dei sale di litio sulla produttività del garofano rifiorente della Riviera. Ann. Sperim. agr., II, 1. — Robinson W. O., L. A. Steinkoenig a. C. F. Miller. (1917). The relation of some of the rare elements in soils and plants. U. S. Dept. Agric. Bull., 600. — Tschermak E. (1899). The distribution of lithium in plants. Zeitschr. landw. Versuchw. Oesterr., 2.

Самаркандский государственный университет.

(Получено 19 XII 1963).

УДК 575.2 : 582.263

П. П. Горячев

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ КЛЕТОК У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ РОДА *PEDIASTRUM*

С 1 рисунком

P. P. GORIACHEV. SOME COMMON FEATURES IN THE VARIATION OF CELL SHAPE IN DIFFERENT SPECIES OF *PEDIASTRUM*

Экспериментальное изучение различных видов и разновидностей водорослей рода *Pediastrum* Meyen (Горячев, 1940, 1947, 1960, 1961, 1963) показало, что форма и величина их клеток подвергаются очень сильной изменчивости. В связи с этим выяснилось, что различные морфологические признаки, положенные в основу систематики водорослей рода *Pediastrum*, обладают неодинаковой устойчивостью. Одни из них очень непостоянны и для целей систематики не пригодны, в то время как другие признаки весьма устойчивы и могут служить как систематические. Анализ данных по изменчивости, полученных для разных видов рода *Pediastrum*, показывает, что, несмотря на значительную модификационную изменчивость, форма клеток все же позволяет отличать один вид от другого; с этой целью можно использовать целый ряд наследственных морфологических признаков. Виды этого рода представляют собой, таким образом, ясно обособленные систематические единицы. У некоторых видов имеются и разновидности, но их количество невелико. Многие же формы, разновидности и даже виды, описанные как самостоятельные, в действительности представляют собой лишь модификации одного какого-либо или даже нескольких видов (например, *P. praecox* Mor.-Wod.; см. Морозова-Водяницкая, 1923).

Изменчивость формы клеток, кроме специфических черт, свойственных тому или иному виду, имеет также и некоторые общие черты, характерные для всех видов и разновидностей рода *Pediastrum*.

Систематика водорослей рода *Pediastrum*, как известно, основана на мелких морфологических признаках, как например характер ценобия (пластинка продырявленная или сплошная), величина и форма ценобия (клетки расположены в один ряд у большинства видов или в несколько рядов — *P. praecox* Mor.-Wod.), количество и размеры клеток в ценобиях, форма центральных и краевых клеток, количество и величина отростков на периферических клетках, степень заполнения их протоплазмой, глубина вырезки между отростками и структура оболочки. Эти признаки различными авторами расцениваются неодинаково. Один и тот же признак одними исследователями считается важным, имеющим систематическое значение, а другими — несущественным. Так, например, в систематической сводке Брунталера (Brunnthaler, 1915) приводятся как таксономические признаки величина ценобия и число клеток в нем. И. М. Гайдуков (1925) также отметил встреченные им крупные, до 128 клеток, ценобии *P. boryanum* и даже выделил их в самостоятельные формы, а именно: *P. boryanum* Menegh. var. *brevicorne* f. *multiplicata* Gaiducow. Между тем, Н. В. Морозова-Водяницкая (1923) и О. В. Троицкая (1933) считают эти признаки несущественными и непригодными для систематических целей. В моих экспериментах подтвердилась правильность заключений Морозовой-Водяницкой и Троицкой. У всех видов водорослей рода *Pediastrum* такие признаки, как количество клеток в ценобии и степень заполнения отростков цитоплазмой, положенные в основу подразделения некоторых таксонов, не являются наследственными и, следовательно, систематического значения не имеют.

Некоторые признаки, как например величина клеток и степень продырявленности ценобия, у одних видов являются более или менее постоянными и могут служить для целей систематики, для других они являются несущественными. Так, продырявленность ценобия относительно постоянна у *P. polydens* Mor.-Wod. (Горячев, 1961), *P. duplex* Meyen и *P. hexapodum* Cor. (Горячев, 1940), а у *P. simplex* Meyen этот признак совершенно неустойчив. Эксперименты показали, что в культуре, полученной от сплошного ценобия *P. simplex*, развились продырявленные формы, а в культурах, где родоначальниками были продырявленные формы, оказались сплошные ценобии. Следовательно, такой признак как сплошная или продырявленная форма ценобия для *P. simplex* в качестве систематического служить не может.

С другой стороны, у *P. boryanum*, *P. tetras* и *P. kawraiskyi*, форма диска обычно сплошная, но, как редкое исключение, эти водоросли все же могут быть продырявлены отверстиями вторичного происхождения или вследствие недоразвитости клеток или благодаря округлению углов у соседних клеток. Следовательно, непродырявленный сплошной ценобий в виде пластинки может служить очень надежным систематическим признаком для этих трех видов (Горячев, 1960, 1961).

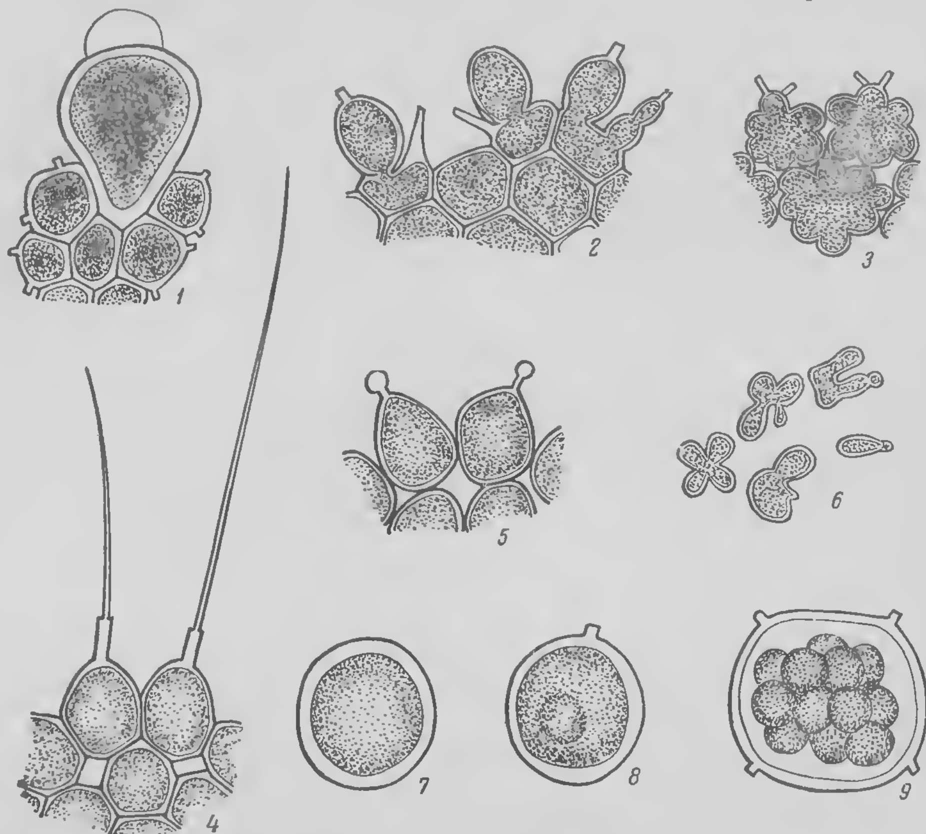
То же можно сказать и в отношении величины клеток. Для *P. tetras* и *P. simplex* характерная величина клеток от 8 до 15 μ и в отдельных случаях до 27 μ, у *P. duplex* и *P. boryanum* обычная величина 8—27 μ, а иногда до 42 μ. Таким образом, величина клеток *P. tetras* и *P. simplex* менее вариабильна, чем у *P. duplex* и *P. boryanum*; поэтому у первых двух видов она является более надежным систематическим признаком, чем у последних двух видов.

Более постоянными признаками для всех видов рода *Pediastrum* являются: количество отростков на периферических клетках и способ их расположения, а также

форма клеток. Из отростков, если их несколько (*P. tetras*, *P. hexapodum*), большим постоянством обладают средние и меньшим те, которые расположены по внешним углам клеток.

Оболочка клеток у одного и того же вида может быть гладкой или пунктированной, а у другого вида — гладкой или сетчатой. Следовательно, характер оболочки тоже может до известной степени служить систематическим признаком.

Кроме такой обычной изменчивости формы клеток, которую можно наблюдать при благоприятных условиях роста культуры в свежем питательном растворе, у ряда видов рода *Pediastrum* в неблагоприятных условиях появляются уродливые клетки — овальные или круглые, с уменьшенным числом отростков или совсем безрогие. Вместе



Наиболее резкие изменения формы клеток, наблюдавшиеся у различных видов рода *Pediastrum* Meyen в старых культурах.

1 — гигантская клетка из культуры *P. boryanum* (Turp.) Menegh. со светлым пузырем на внешней свободной стороне, среди типичных клеток ценобия; *2* — разрастание периферических клеток путем образования вздутий на отростках у *P. boryanum* (Turp.) Menegh. var. *longicorne* Racib.; *3* — та же водоросль из культуры в среде без солей кальция; клетки разрастаются путем образования 5—6 округлых вздутий; *4* — *P. simplex* Meyen; на концах отростков образовались очень длинные щетинки; *5* — та же водоросль с головчатыми вздутиями на концах отростков; *6*—*9* — одиночные клетки *P. duplex* Meyen; *6* — клетки напоминают по форме почкующиеся дрожжи; *7*—*9* — клетки округлой формы без отростков, с одним и четырьмя отростками; *9* — гигантская клетка с дочерним уродливым ценобием внутри.

с возникновением уродливых форм изменяются и функции клеток. В отличие от нормального процесса размножения, характерного для клеток этих водорослей, в культурах при неблагоприятных условиях роста (высокая концентрация солей, большое осмотическое давление раствора, избыток солей азотной кислоты или хлористого кальция — Горячев, 1947) образуются не только уродливые клетки, но и уродливые ценобии. Такая изменчивость наблюдалась у всех видов и разновидностей рода *Pediastrum*. Под микроскопом можно было видеть, что образование таких уродливых ценобиев происходит в результате очень непродолжительной подвижности зооспор. Покинув оболочку материнской клетки, зооспоры движутся в покрывающей их в виде пузыря слизи очень недолго (2—5 мин.), а затем останавливаются, образуя беспорядочную кучку. Поэтому правильной пластинки, свойственной различным видам *Pediastrum*, уже не возникает. В большинстве случаев у клеток, слагающихся в такой уродливый ценобий, не возникает и отростков, и они чаще принимают шарообразную форму. Для *P. boryanum* была установлена и количественная зависимость числа уродливых ценобиев в культуре от концентрации различных солей в растворе (Горячев, 1947).

Кроме избытка или недостатка питательных солей в растворе, одним из факторов, оказывающих большое влияние на форму и функции клеток, является длительный рост культуры водорослей в одном и том же растворе, без добавления питательной среды.

Троицкая (1933) в старых культурах (при росте от 3 до 4 месяцев) наблюдала замедление размножения водорослей, изменение формы клеток (которые становились все более и более округлыми, напоминая по форме *P. integrum*) и распад колоний. А. А. Еленкин (1936) у синезеленых водорослей в старых культурах отмечал образование инволюционных форм, морфологически сходных с другими видами водорослей.

Кроме таких относительно небольших изменений в очень старых культурах (от шести месяцев до двух лет), у ряда видов рода *Pediastrum* иногда возникали необычные, резко отличные по форме и величине клетки. Так, например, в культуре *P. boryanum* var. *muticum* f. *brevicorne* (Морозова-Водяницкая, 1923) или *P. boryanum* var. *brevicorne* (Brunnthaler, 1915) при длительном росте (около двух лет) появляются колонии, у которых свободная сторона периферических клеток между отростками образует выпячивание. Это выпячивание может быть так велико, что клетка приобретает гигантские размеры (60—74 μ) (см. рисунок). В таких культурах появляются и одиночные клетки, имеющие шарообразную форму с очень толстой оболочкой. Размеры этих клеток в диаметре достигали у *P. boryanum* 60 μ вместо 15—27 μ у типичных; объем гигантских клеток в 20—30 раз больше, чем максимальный объем у типичных. Такие сильно разросшиеся клетки появлялись в старых культурах и у других видов рода *Pediastrum*. В культуре *P. duplex* одиночные гигантские клетки достигали в диаметре 42 μ (против 15—17 μ у типичных) и были покрыты очень толстой оболочкой. Некоторые из этих клеток отростков не имели (фиг. *7*), а другие были с одним (фиг. *8*), двумя или даже четырьмя отростками (фиг. *9*). В таких округлых гигантских клетках иногда наблюдался и процесс размножения. Однако толстая оболочка материнской клетки препятствует выходу зооспор и они остаются заключенными внутри материнской клетки. Эти дочерние клетки внутри гигантской материнской клетки достигали средней величины, характерной для *P. duplex* (фиг. *9*).

Сходное явление можно было наблюдать в культуре другого вида водоросли — *P. tetras* (Ehr.) Ralfs. При ее длительном росте без добавления питательного раствора, так же, как и у *P. duplex*, у нее появлялись крупные одиночные толстостенные клетки, достигавшие до 27 μ в диаметре (против 10—12 μ у нормальных). Здесь, как и у *P. duplex*, среди одиночных гигантских клеток изредка встречались такие, у которых внутри были видны уродливые дочерние колонии (Горячев, 1960).

При длительном росте культуры в одном и том же растворе без добавления солей, кроме гигантских клеток, иногда возникают клетки с разными необычными образованиями (фиг. *1*, *2*, *4*, *5*) и появляются уродливые формы клеток (фиг. *3*, *6*) с различными выпячиваниями (фиг. *1*, *2*, *5*). У различных видов эти необычные изменения проявляются неодинаково. В культурах *P. simplex* на отростках появлялись тонкие и очень длинные (в 2.5—3.5 раза длиннее самой клетки) щетинки (фиг. *4*) или на концах отростков возникали головчатые утолщения (фиг. *5*). В культуре *P. duplex* клетки приобретали уродливую форму, сходную с почкующимися дрожжами (фиг. *6*). В культуре *P. boryanum* (Turp.) Menegh. var. *longicorne* Racib. вздутия появлялись только на отростках (фиг. *2*) или равномерно на всей клетке возникали 5—6 вздутий и клетки ценобия приобретали вид своеобразной розетки (фиг. *3*).

Пересев сильно уклоняющихся от нормы клеток и ценобиев показал, что эти изменения не наследственны. Если такие клетки поместить в свежий раствор (Горячев, 1947), они дают нормальное потомство ценобиев с типичной для вида структурой клеток.

Литература

Гайдуков Н. М. (1925). Исследование по экологии пресноводных водорослей. Запіски Беларусск. Дзяржаунага інст. Сельск. лясн. гаспадачкі. — Горячев П. П. (1940). Изменчивость *Pediastrum hexapodum* sp. n. — в чистых культурах. Тезисы и авторефераты научн. докл. на III Обл. научн. конф., Омск. — Горячев П. П. (1947). Влияние состава питательного раствора на *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. Микробиология, XVI, 1. — Горячев П. П. (1960). Изменчивость формы клетки и ценобия — *Pediastrum tetras* (Ehrenberg) Ralfs. Бот. журн., 5. — Горячев П. П. (1961). Амплитуда изменчивости формы клетки и ценобия *Pediastrum polydens* Mor.-Wod. и *P. kawraiskyi* Schmidle. Бот. журн., 7. — Горячев П. П. (1963). Экспериментальное изучение изменчивости формы клеток у некоторых разновидностей *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. Бот. журн., 8. — Еленкин А. А. (1936). Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. — Морозова-Водяницкая Н. В. (1923). Очерк рода *Pediastrum*. Тр. Кубано-черноморск. краев. н.-и. инст., XI, 17. — Троицкая О. В. (1933). К морфологии и систематике протококковых водорослей. Тр. БИНа, сер. II, 1. — Brunnthaler I. (1915). *Protococcales*. In: Paschers Süsswasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, 5.

(Получено 11 III 1965).

Челябинский медицинский институт.

УДК 581.9 : 56.02 (471.1) (98)

Т. Д. Колесникова

О НОВЫХ НАХОДКАХ ИСКОПАЕМОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

С 1 таблицей рисунков

T. D. KOLESNIKOVA. ON THE NEW FINDS OF FOSSIL ARCTIC FLORA IN THE NORTH OF THE EUROPEAN PART OF THE U.S.S.R.

На северо-западе и севере европейской части СССР, как и во многих более северных странах Западной Европы, известно уже довольно большое количество местонахождений ископаемых плейстоценовых флор, получивших название «арктических» или «дриасовых». Несмотря на то, что местонахождения этих флор располагаются в пределах лесной зоны, в них содержатся наряду с некоторыми обычными бореальными видами такие арктические или аркто-альпийские виды, как *Dryas octopetala* L., *Salix polaris* Wahl., *S. herbacea* L., *Selaginella selaginoides* (L.) Link и другие; присутствие этих видов несомненно говорит о существовании значительно более холодного климата в тот отрезок четвертичного периода, которому принадлежат отложения с подобной флорой. Большинство местонахождений флор этого типа расположено вдоль предполагаемой границы вюрмского ледника и связывается различными авторами с его постепенным отступанием. В пределах европейской части СССР подобные «арктические» флоры известны из Ленинградской (Яковлев, 1914, 1924; Ануфриев, 1925; Соколов, 1926; Солоневич, 1935), Вологодской (Перфильев и Ширяев, 1915; Солоневич и Корчагин, 1934) и Псковской (Солоневич, 1938) областей, а также из Эстонской (Nathorst, 1892; Орвику, 1960) и Латвийской ССР (Аболкалин и др., 1960; Крукле и др., 1963; Стелле, 1963а, 1963б, 1963в). Отдельные представители рассматриваемого комплекса обнаружены в межстадиальных отложениях Белоруссии (Дорофеев, 1963). В пределах перигляциальной зоны вюрмского оледенения ископаемые остатки тундровой флоры известны из окрестностей г. Москвы (Сукачев и др., 1959). Вполне естественно, что всякая новая находка этих флор представляет большой интерес, с одной стороны, свидетельствуя о том, что их находки не были случайными, и они действительно имели очень широкое распространение, а, с другой стороны, углубляя наши знания о растительности плейстоцена и помогая разобраться в сложной стратиграфии его отложений.

Нами обнаружены 4 новых местонахождения ископаемых «арктических» флор, из которых 2 расположены на юге Коми АССР в районе Северных увалов (откуда подобные флоры до сих пор вообще не были известны), а 2 других — в пределах Вологодской области. Образцы из Коми АССР были отобраны и переданы нам для палеокарпологического исследования геологом Печорской экспедиции Гидропроекта Р. Б. Крапивнером, а образцы из Вологодской области — геологом Северо-западного геологического управления В. Б. Соколовой, которым мы выражаем свою глубокую признательность.

В районе Северных увалов (Прилузский район Коми АССР) ископаемая арктическая флора была вскрыта двумя скважинами. Одна из них (скв. 5) была пробурена в 83 км юго-западнее с. Объячево, где озерно-аллювиальные отложения с растительными остатками были вскрыты на глубине 24.5 м. Крапивнер любезно сообщил нам в письме, что, по мнению геолога Объячевской партии Н. А. Романцевича, эти отложения лежат под окской мореной. Сам же Крапивнер считает, что этот район оледенению совсем не подвергался, а содержащие флору осадки являются прибрежно-морскими, литоральными, а по возрасту плиоценовыми. В образце, взятом из этой скважины, нами обнаружены следующие растительные остатки: *Selaginella selaginoides* — 5 мегаспор, *Picea obovata* Ledeb. — 2 семени и хвоя, *Potamogeton filiformis* Pers. — 6 эндокарпиев, *P. natans* L. — 3 эндокарпия, *P. pusillus* L. — 4 эндокарпия, *Heleocharis palustris* A. Br. — 1 орешек, *Dryas octopetala* — листья, *Betula nana* L. — 1 орешек и 2 листа, *Hippuris vulgaris* L. — 4 эндокарпия, *Viola palustris* L. — 5 семян, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. — 2 косточки, *Corispermum marschallii* Stev. — 8 плодов. Как видно из этого списка, среди обычных бореальных растений в нем присутствуют также не встречающиеся в настоящее время в этом районе аркто-альпийские виды — *Selaginella selaginoides* (ближайшее современное местонахождение находится на правобережье р. Вычегды в 320 км севернее данного местонахождения) и *Dryas octopetala* (ближайшие современные местонахождения — известковистые склоны в бассейне р. Ижмы Ухтинского района и правобережье р. Камы севернее г. Пермь; оба местонахождения расположены в 450 км северо-восточнее и юго-восточнее указанного местонахождения). Один из найденных рдестов — *Potamogeton filiformis* — также в настоящее время в Коми АССР не встречается и приурочен почти исключительно к водоемам приморского или морского происхождения, что согласуется с изложенным выше мнением Крапивнера.

Еще более интересным оказался образец, вскрытый другой скважиной (скв. 65) в 30 км к северо-западу от с. Объячево и отобранный из буровато-серой слюдистой супеси с глубины 19 м. Из этого образца нами были выделены следующие растительные остатки: *Bryales* gen. — веточки, *Selaginella selaginoides* — 9 мегаспор, *Picea* sp. —



1—3 — *Dryas octopetala* L.: *1—2* — листья (увел. 6); *3* — участок одревесневшего побега (увел. 4); *4—5* — *Salix herbacea* L.: *4* — листья (увел. 2); *5* — коробочки (увел. 2); *6* — *S. polaris* Wahl., листья (увел. 4); *7* — *Zannichellia palustris* L., плоды (увел. 10); *8* — *Arctous alpina* (L.) Nied., лист (увел. 6); *9* — *Armeria arctica* (Cham.) Wallr., чашечка с остатками плода (увел. 5); *10* — *Corispermum marschallii* Stev., плоды (увел. 5); *11* — *Potamogeton filiformis* Pers., эндокарпии (увел. 6); *12* — *Betula nana* L., листья (увел. 4).

хвоя, *Salix herbacea* L. — много листьев и коробочки, *S. polaris* — 2 листа, *Betula nana* — много листьев, орешки и чешуи, *Arctous alpina* (L.) Nied. — 1 лист, *Armeria arctica* (Cham.) Wallr. — чашечка с остатками плода, *Menyanthes trifoliata* L. — половинка семени. Здесь уже присутствует целый ряд типичных тундровых растений, встречающихся в настоящее время в тундровой зоне, значительно севернее исследовавшегося района. Таковы *Salix polaris*, *S. herbacea*, *Arctous alpina* и *Armeria arctica*. Очень интересной является находка *A. arctica*, вида, связанного в своем современном распространении исключительно с морскими побережьями севера европейской части СССР. В ископаемом состоянии близкий вид — *A. sibirica* Turcz. — приводился К. И. Солоневичем и А. А. Корчагиным (1934) для позднеледниковых отложений в окрестностях г. Тотьмы Вологодской области. Найденная нами чашечка *Armeria* имеет остатки волосков только по ребрам, а не по всей поверхности, как у *A. sibirica*, вследствие чего мы относим ее к *A. arctica*. Находка этого последнего вида также хорошо согласуется с мнением Крашивнера о приморском происхождении исследовавшихся отложений.

В Вологодской области одно из местонахождений, откуда были отобраны образцы с растительными остатками, расположено в 15 км к северо-западу от г. Вологды у пос. Молочное и представляет собою естественное обнажение левого берега р. Вологды. Здесь сверху вниз можно наблюдать следующий разрез: 0—0.1 м — почвенно-растительный слой; 0.1—3.4 м — песок тонкозернистый, рыхлый, глинистый, грязно-коричневый, постепенно переходящий в тонкую желтовато-серую супесь с горизонтальными прослоями серого песка; 3.4—5.15 м — супесь серая с зеленоватым оттенком, тонкая, рыхлая, с растительными остатками; урез воды. Образец на палеокарпологический анализ был отобран из интервала 5—5.15 м. После соответствующей обработки из него были получены плоды, семена и мегаспоры, принадлежащие следующим видам: *Selaginella selaginoides* — 4 мегаспоры, *Potamogeton filiformis* — 6 эндокарпиев, *P. alpinus* Balb. — 1 эндокарпий, *P. perfoliatus* L. — 1 эндокарпий, *Salix polaris* — 2 листа, *Betula nana* — 1 лист и 14 орешков, *Zannichellia palustris* L. — 3 плода. Здесь наибольший интерес представляет присутствие в образце арктического вида *Salix polaris* и приморского по происхождению вида *Potamogeton filiformis*, о которых мы уже говорили выше.

Второе местонахождение расположено в 18 км южнее г. Вологды и представляет собою естественное обнажение правого берега р. Комела в 250 м от моста через шоссе Вологда—Грязовец. Сверху вниз здесь обнажаются следующие слои: 0—0.6 м — суглинок темно-серый; 0.6—1.2 м — суглинок рыжий; 1.2—2.9 м — суглинок желтовато-серый; 2.9—3 м — суглинок серый; 3—3.8 м — торф глинистый; 3.8—3.9 м — суглинок серый; 3.9—4.2 м — торф, урез воды. Образец с растительными остатками был отобран из глинистого торфа с глубины 3.1 м и содержал остатки следующих растений: *Bryales* gen. — много веточек, *Potamogeton filiformis* — 1 эндокарпий, *Salix polaris* — листья, *Betula nana* — листья и орешки, *Ceratophyllum demersum* L. — 1 плод, *Dryas octopetala* — очень много листьев и дерновинки, *Hippuris vulgaris* — 1 эндокарпий. По сравнению с предыдущим образцом этот образец интересен обильным содержанием листьев и веточек *Dryas octopetala*; ее ближайшее современное местонахождение находится на известковистых склонах в окрестностях с. Усть-Пинеги Архангельской области в 560 км к северу от района г. Вологды.

С изученными нами арктическими флорами окрестностей г. Вологды вполне сходна и другая ранее известная в Вологодской области у окраины г. Вологды, на р. Содиме, ископаемая арктическая флора (Перфильев и Ширяев, 1915). Во всех случаях горизонты с растительными остатками, по-видимому, намывного или аллохтонного происхождения и принадлежат надпойменным террасам рек, вскрывающим толщу озерно-ледниковых отложений Сухонской впадины, образовавшейся на месте древнего Вологодского озера. Возраст этих осадков рассматривается как позднеледниковый. В стратиграфическом разрезе, согласно данным, любезно представленным нам В. Б. Соколовой, эти осадки залегают выше морены московского оледенения, не перекрываясь валдайской мореной, которая в этом районе отсутствует. Наличие в обоих наших образцах *Potamogeton filiformis* может служить некоторым доводом возможности кратковременного соединения Вологодского озера с морем.

Что же касается приводимых здесь ископаемых флор, полученных нами из образцов Коми АССР, то они, на наш взгляд, вполне сходны с ископаемыми «арктическими» флорами Вологодской области и, по-видимому, синхронны им.

Как видно из приведенных выше данных, в изученных нами ископаемых флорах, несмотря на значительный процент широко распространенных бореальных (преимущественно водно-болотных) видов, все же присутствуют некоторые виды, характерные в настоящее время для тундровых группировок. Можно предполагать, что в плейстоцене тундровые группировки могли существовать на возвышенностях, которые в то время, возможно, были более высокими, чем в настоящее время, а остатки некоторых тундровых видов могли сноситься водными потоками в речные и озерные долины, имевшие более мягкий микроклимат. В районе изученных нами местонахождений «арктических» флор такими возвышенностями могли быть Северные увалы и Вологодская возвышенность, и в настоящее время представляющая собою относительно высокое холмисто-грядовое плато с высотами 165—180 м над ур. м. Не исключена также и бо́льшая близость в то время к отмеченным местонахождениям северного морского побережья (хотя бы мелководных его заливов).

Литература

Аболкалин Я., М. Майоре и В. Стелле. (1960). Дриасовая флора в отложениях третьей надпойменной террасы р. Гауя и ее геологический возраст. Изв. АН Латв. ССР, 8, 157. — Ануфриев Г. И. (1925). Очерк строения и истории развития Толполовского болота. Изв. Сапропел. комитета АН СССР, 2. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Матер. по истор. флоры и растит., 4. — Крукле М., В. Стелле, И. Вайнбергс. (1963). Межстадиальные отложения у станции Бурзава на Латгальской возвышенности. Изв. АН Латв. ССР, 5 (190). — Орвику К. К. (1960). Геология четвертичного периода Эстонской ССР. — Перфильев Б. В. и Г. И. Ширяев. (1915). О находке арктической флоры в отложениях озерного мергеля в окрестностях г. Вологды. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., 58, I — Соколов Н. Н. (1926). Геоморфологический очерк р. Волхова и оз. Ильменя. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна., 7. — Солоневич К. И. (1935). К вопросу о позднеледниковой растительности окрестностей Ленинграда по материалам ископаемых остатков из Песчанки (р. Тосна). Сов. бот., 6. — Солоневич К. И. (1938). О позднеледниковой растительности окрестностей г. Великих Лук. Сов. бот., 1. Солоневич К. И. и А. А. Корчагин. (1934). Об ископаемой арктической флоре у г. Тотьмы. Сов. бот., 5. — Стелле В. Я. (1963а). Остатки дриасовой флоры в карьере кирпичного завода «Спартак» в окрестностях Озолниеки. Уч. зап. Латв. гос. унив., Ботаника, 1. — Стелле В. Я. (1963б). Остатки дриасовой флоры в окрестностях кирпичного завода «Прогресс» вблизи г. Елгавы. Уч. зап. Латв. гос. унив., Ботаника, 1. — Стелле В. Я. (1963в). Остатки растений позднеледникового времени в карьере кирпичного завода «Саркапайс малс» у населенного пункта Ане вблизи г. Елгавы. Тр. Инст. геолог. Латв. ССР, 11. — В. Н. Сукачев, Р. Н. Горлова, А. К. Недосеева и Е. П. Метельцева. (1959). О растительности перигляциальных зон центральной части Русской равнины. ДАН СССР, 125, 2. — Яковлев С. А. (1914). О находке ископаемой полярной флоры. Изв. Императ. лесн. инст., 27. — Яковлев С. А. (1924). Наносы и рельеф г. Ленинграда и его окрестностей. Изв. Научно-мелиорац. инст., 8—9. — Nathorst A. G. (1892). Über den gegenwärtigen Standpunkt unser Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Bihang till Svenska Vet. Akad. Hadl., 17, 3, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 V 1964).

УДК 581.9 (575.1) (235)

И. Т. Васильченко

ЗАМЕЧАТЕЛЬНАЯ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ АНОМАЛИЯ НА ЗАПАДНОМ ГИССАРЕ

С 1 рисунком

I. T. VASSILCZENKO. A REMARKABLE PHYTOGEOGRAPHICAL ANOMALY IN THE WESTERN HISSAR MTS.

Западный (Узбекистанский) Гиссар (в смысле И. Т. Васильченко, 1952) все еще продолжает оставаться одним из районов нашей страны наименее изученных в ботаническом (да и не только в ботаническом) отношении. Здесь мы встречаем ряд вопросов, решение которых ждет своей очереди. Весьма недостаточно изучены внутренние территории Западного Гиссара, к числу которых относится бассейн Мачай-Дарьи — бессточной реки, воды которой по выходе из гор (к западу от г. Байсуна) на равнину полностью используются на орошение в подгорном Ширабадском оазисе.

Бассейн Мачай-Дарьи со всех сторон зажат высокими (до 3000—4000 м над ур. м.) хребтами: с запада — хребтом Ульмас-Тау, с востока — Ходжа-Гургур-Ата, Белауты и Кетмень-Чапты, с севера — отрогами хребтов Ульмас-Тау и Белауты, сходящимися на седловине Кок-Камар (Аугá). С юга долину Мачай-Дарьи запирает сравнительно высокий хребтик Сас-Тюбе, оставляя лишь узкий проход для выхода реки на юг — к Ширабаду.

Нас интересуют особенности флористического состава растительности бассейна Мачай-Дарьи в сравнении с бассейнами рр. Сангардака и Тупаланга, расположенных к северо-востоку от Мачай-Дарьи. Казалось бы, что с продвижением от названных выше более северных бассейнов (Сангардака и Тупаланга) к югу — в бассейн р. Мачай-Дарьи (т. е. на расстояние порядка 50—100 км), — растительный покров должен изменяться (в пределах соответствующих высот) в сторону ксеротермизации или по крайней мере будет иметь более или менее сходный характер. Разберемся, однако, в этом вопросе.

Остановимся вначале на сравнительной характеристике флористического состава долинной (тугайной) растительности названных рек. При этом, чтобы избежать из-

лишнего усложнения вопроса, сравним растительность (ее основные компоненты) средней части рр. Мачай-Дарьи (в полосе от кишлака Кзыл-Наур до кишлака Урюкли, на высоте от 1300—1350 до 1800—1900 м), Сангардака (в полосе от кишлака Санглак до кишлака Бахча, т. е. на высоте от 1300 до 1700—1800 м) и Тупаланга (от устьев рр. Дуобы и Кштута до кишлаков Чош и Тамархут, т. е. на высоте от 1200—1300 до 1700—1800 м). Отметим, что все названные реки текут в общем меридионально и имеют более или менее одинаковую ориентировку — истоки их обращены на север, а устья — на юг. В долине р. Мачай-Дарья (от кишлака Кзыл-Наур до Урюкли) мы находим оригинальные, прекрасно выраженные облепихово-розарийные тугаи, сложенные высокоствольной (до 7—8 м выс.) облепихой *Hippophaë rhamnoides*[1] и розами — *Rosa beggeriana* (нередко в виде своеобразной формы f. *rosea*, которая до сего времени была известна лишь из более северных частей ареала этого вида и с Западного Памира) и *R. maracandica*, с примесью барбариса *Berberis nummularia* и мезогидрофильным разнотравьем.

Тугаи по Сангардаку (в пределах указанных высот) могут быть охарактеризованы как ивово-тамарисковые (*Salix wilhelmsiana* и *Tamarix ramosissima* в древовидной форме, подчас достигающей 7—8 м выс.). Эти тугаи, в отличие от мачай-дарьинских, отличаются богатством видового состава. Здесь весьма часто встречаются такие растения, как алыча *Prunus sogdiana*, боярышники — *Crataegus turkestanica* и *C. pontica*, дикий виноград *Vitis hissarica*, ампелопсис *Ampelopsis aegirophylla*, приобретающий часто ландшафтное значение, эфедра реснитчатая *Ephedra ciliata*, а также розы — *R. fedtschenkoana*, *R. corymbifera*, *R. maracandica*. Тупалангские тугаи в общем сходны с сангардакскими, но на Тупаланге в них присутствуют такие виды боярышника, как *C. dzhairensis* и даже *C. altaica*, а грецкий орех *Juglans regia* местами (в особенности по рр. Кштуту и Дуобе) образует небольшие группы. Недалеко от устья р. Кштут имеется небольшое единственное пятно облепихи (на Сангардаке облепихи нет совсем). Выше, у кишлаков Кштут и Тамархут, в тугаях развиваются прекрасные березняки из *Betula tamarhutica*.

Травяной покров тугаев Сангардака и Тупаланга чрезвычайно сильно изменен многовековым сбоем скотом: по долинам названных рек исстари проходят основные скотопрогонные трассы; сотни тысяч овец, коз, а также лошадей ежегодно проходят здесь в горы на летние пастбища, а осенью спускаются этой же дорогой вниз — на зимние пастбища. И тем не менее даже в таком виде травяной покров долин названных рек имеет свои особенности, отличные от долины Мачай-Дарьи. В тугаях Сангардака и Тупаланга можно встретить такие виды (отсутствующие на Мачай-Дарье), как *Apocynum scabrum*, *Pyrethrum parthenifolium*, и *Mentha asiatica*, которая на Мачай-Дарье замещается особой расой мяты с черноватыми соцветиями. Поразительно полное отсутствие в тугаях Мачай-Дарьи видов *Ampelopsis*, *Vitis*, *Tamarix* и некоторых других, имеющих массовое распространение на Тупаланге и Сангардаке.

Таким образом, тугаи Мачай-Дарьи по сравнению с тугаями Сангардака и Тупаланга отличаются, во-первых, значительным обеднением их видового состава, во-вторых, известной «бореализацией» с увеличением обилия ряда более холодостойких компонентов растительного покрова при одновременном выпадении многих теплолюбивых видов (широко распространенных в более северных бассейнах Сангардака и Тупаланга).

Горные склоны (прилегающие к тугаям) по Сангардаку хорошо дифференцируются на юго-западные (сильно нагреваемые солнцем) и более затененные северо-восточные. Юго-западные склоны (в пределах высот от 1200—1300 до 1800—1900 м над ур. м.) более скалисты и заняты разреженной растительностью, преимущественно кустарниковой. Здесь хорошо представлены миндальники (слагаемые *Amygdalus bucharica*), вишарники (*Cerasus verrucosa*, *C. deserticola*), фисташники (преимущественно полынные — Pistacia vera+Artemisia baldshuanica), эфедрарии (Ephedra equisetina), местами сумашники (Rhus coriaria). Древесные породы встречаются на юго-западных склонах фрагментарно — преимущественно в боковых узких ущельицах. Но эти клочки лиственных лесков отличаются большой специфичностью своего состава. Здесь мы находим, помимо кленов (*Acer pubescens*, реже *A. turkestanicus*), хурму (*Diospyros lotus*), алычу (*Prunus sogdiana*), каркас (*Celtis caucasica*), заходящий и на борты тугаев, ясень (*Fraxinus potamophila*) и нередко дикий виноград (*Vitis hissarica*).

На северо-восточных склонах (более мелкоземистых) значительное развитие получают арчевники (из *Juniperus seravschanica*) при сильной, однако, роли лиственных пород, тянущихся сплошной полосой и нередко доминирующих над арчей. Это *Acer pubescens*, *A. turkestanicus*, *Fraxinus raibocarpa*, *Atraphaxis seravschanica* (местами в виде древовидной формы с диаметром ствола, достигающим 20 см), *Pyrus korshinskyi*, *Lonicera persica*, *Amygdalus bucharica* и др. Часто здесь встречается и *Ephedra ciliata*. Эту полосу с обилием лиственных пород Н. Ф. Гончаров (in schedis) даже рассматривал в качестве особого пояса «ясеня и клена» (*Acer pubescens*+*Fraxinus raibocarpa*). На Тупаланге (реке, ориентированной в своем основном течении строго меридионально) различие в растительности правобережных (восточных) и левобережных (западных) склонов менее резкое, чем на Сангардаке, но тем не менее основные черты структуры растительного покрова, отмеченные для Сангардака, имеются и на Тупаланге.

На Мачай-Дарье в пределах тех же высот (1300—1900 м) на склонах (юго-восточных, а в особенности на северо-западных) развиты великолепные арчевники, местами сгущающиеся до настоящих лесных массивов (с полнотой 0.8—0.9), но со слабой ролью

---

[1] Название видов даны по «Флоре СССР».

лиственных пород и с обедненным (по сравнению с Сангардаком и Тупалангом) составом последних. Виды *Malus, Pyrus, Pistacia, Ephedra* (только *E. equisetina*), даже *Crataegus* (*C. pontica*), *Amygdalus* и *Cerasus* (*C. erythrocarpa, C. verrucosa*) встречаются на Мачай-Дарье редко. Полностью отсутствуют виды *Rhus, Fraxinus, Ephedra* (*E. ciliata*), *Diospyros, Vitis, Celtis*. Лишь кленовники (из *Acer turkestanicum* и *A. pubescens*), и то местами, образуют более или менее заметные пятна.

Местонахождение бассейна р. Мачай-Дарья (*обведено линией*).

В субальпийском поясе бассейнов рр. Мачай-Дарьи, с одной стороны, и Сангардака и Тупаланга, с другой, мы также находим большие отличия. Субальпийский пояс бассейна Мачай-Дарьи в высотных границах приводимых А. Я. Бутковым (1938), т. е. от 2200—2300 до 2800 м над ур. м., поражает массовым «классическим» развитием типичных нагорных ксерофитов трагакантового типа (*Astragalus chionocalyx, A. lasiocalyx*) и трагакантоидных видов (*Onobrychis echidna, Scorzonera acanthoclada, Acantholimon erythreum* и другие виды этого рода, *Acanthophyllum knorringianum* и др.). На Сангардаке и Тупаланге в субальпийском поясе трагаканты и трагакантоиды представлены уже слабо. Здесь они не только не имеют ландшафтного значения, но вообще встречаются лишь изредка, замещаясь, по-видимому, кузиниевниками (главным образом *Cousinia franchetii, C. allolepis* и др.) с заметным участием *Scorzonera acanthoclada*. Кроме того, сами высотные границы субальпийского пояса в бассейнах Сангардака и Тупаланга значительно (на 400—600 м!) сдвинуты вверх по сравнению с Мачай-Дарьей. В. П. Дробов (1951) определяет нижнюю границу субальпийского пояса для бассейна Тупаланга горизонталью 2500 (2800) м, а верхнюю — 3200—3400 м над ур. м., что близко к истине. Основными формациями этого пояса он считает: 1) прангосовую (*Prangos pabularia*); 2) эстрагоново-феруловую (*Artemisia dracunculus, Ferula*, видимо, *jaeschkeana*); 3) эстрагоново-козельцовую (*Artemisia dracunculus, Scorzonera acanthoclada*) с участием трагакантового астрагала (*Astragalus lasiosemius*); 4) кузиниево-фломисово-молочайную, иногда без молочая (латинские названия растений у Дробова не приведены). Эти данные Дробова подтверждают наши соображения о крайне слабой роли трагакантов и трагакантоидов в субальпийском поясе бассейнов рр. Тупаланга и Сангардака и об усилении здесь формаций кузинии, а также юганников (с *Prangos pabularia*) и камольников (с *Ferula jaeschkeana*), опять-таки слабо представленных в бассейне Мачай-Дарьи.

Сопоставляя особенности растительности бассейнов Мачай-Дарьи с бассейнами рр. Сангардака и Тупаланга, нельзя не отметить еще одного весьма знаменательного обстоятельства. В долинах Сангардака и Тупаланга в полосе от 1200—1300 до 1700—1800 м над ур. м. располагаются крупные массивы старинных садов, состоящие из яблонь, груш, ореха, абрикоса, слив, алычи и других плодовых пород. Сады кишлаков Сангардак и Хондиза (р. Хондиза — приток Сангардака), а на Тупаланге сады Чоша, Ураха, Пуштибарака, Тамархута и других кишлаков являются древними очагами садоводства с обилием староместных, нередко высококачественных, сортов плодовых растений, выведенных методами народной селекции. На Мачай-Дарье в пределах той же полосы (1300—1800 м) мы совершенно не находим сколько-нибудь заметных садовых насаждений. Имеются лишь отдельные, в большинстве молодые, деревья (боярышник, яблоня, абрикос, но не орех!) и небольшие их группы у домов, кибиток и т. д. Небольшой молодой садик имеется в лесничестве в Урюкли-Сае, но и он развивается неважно.

Обобщая приведенные выше данные, мы можем сказать, что растительный покров в бассейне р. Мачай-Дарья резко отличается от более северных бассейнов Сангардака и Тупаланга. Растительный покров Мачай-Дарьи является флористически обедненным и носит явные черты криоксерофилизации. Чем объяснить это явление? Мы можем здесь высказать следующие соображения. Бассейн р. Мачай-Дарья закрыт с востока, юго-востока и юга высокими (3000—4000 м над ур. м.), на значительном протяжении даже двойными, хребтами (хр. Чульбаир+хр. Ходжа-Гургур-Ата). Причем верхние части этих хребтов, обращенные на восток и юго-восток, представляют собою отвесные стены, что еще более затрудняет проникновение теплых воздушных течений с востока, да и с юга, к Мачай-Дарье. Но с запада Мачай-Дарья ограничена только одним хребтом Ульмас-Тау. Этот хребет достигает, правда, значительной высоты (более 3000 м), но западные его склоны очень пологи и изрезаны многочисленными ущельями. Это в высокой степени способствует проникновению влажных западных ветров по склонам и в особенности ущельям западного склона Ульмас-Тау вверх. А так как эти склоны весьма длинны, то западные ветры оставляют именно здесь большую часть приносимой ими влаги. И на гребень Ульмас-Тау западные ветры доходят осушенными и охлажденными. Далее эти уже сухие и холодные ветры по крутому обрывистому восточному склону Ульмас-Тау скатываются вниз в бассейн Мачай-Дарьи. Здесь сухой и холодный воздух остается как бы закупоренным в огромной бутыли с очень узкой горловиной в виде коридора р. Мачай-Дарья, выходящего к Ширабадскому оазису близ седловины Сас-Тюбе. Это обстоятельство, как нам представляется, в высокой степени и способствует криоксерофилизации растительного покрова бассейна р. Мачай-Дарья, а также своеобразию и животного мира последнего (что нуждается в особом освещении).

Столь интересная особенность растительного (и животного) мира названного бассейна заставляет нас обратить особое внимание на изучение природы Мачай-Дарьи, а также охрану растений и животных этого замечательного уголка нашей страны.

Литература

Бутков А. Я. (1938). Растительность гор Ходжа-Гургур-Ата. — Васильченко И. Т. (1952). Итоги двухлетней экспедиционной работы. В кн.: Материалы Первого всесоюзного совещания ботаников и селекционеров. 2. — Дробов В. П. (1951). Растительные ресурсы Гиссарского хребта (бассейн р. Туполанг).— Чеврениди С. Х. (1952). Сумах (*Rhus coriaria* L.) в Сары-Ассийском районе УзССР. Тр. Инст. бот. АН УзбССР, I. — Чуенко П. П. (1937). Юго-западные отроги Гиссарского хребта. Геология Узбекской ССР, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 VIII 1964).

УДК 582.542.1 : 576.16

М. Наткевичайте-Ивановскене

О НЕКОТОРЫХ МАЛЫХ ВИДАХ *FESTUCA OVINA* L., EMEND. HACKEL В ЛИТВЕ

С 5 рисунками

M. NATKEVIČZAITE-IVANAUSKIENE. ON SOME MICRO-SPECIES OF *FESTUCA OVINA* L. EMEND. HACKEL IN LITHUANIA

Во «Флоре Литовской ССР» (Natkevičaite-Ivanauskiene, 1963) нами указаны следующие обнаруженные в Литве малые виды *Festuca ovina*: *F. ovina* L., *F. trachyphylla* (Hackel) Krajina, *F. polesica* Zapal., *F. psammophila* Hackel, *F. sulcata* Hackel.[1] Три из этих видов (*F. trachyphylla*, *F. psammophila*, *F. sulcata*) в указанной «Флоре» отмечены впервые для Литвы. *F. trachyphylla* и *F. psammophila* не включены во «Флору СССР» и не указаны во «Флорах» Латвийской ССР, Белорусской ССР, Средней полосы европейской части СССР (Цвелев, 1954) и в других республиканских и региональных «Флорах» Советского Союза. Кроме перечисленных малых видов овсяницы, в Литве также обнаружена разновидность *F. ovina* L. subsp. *ovina* var. *firmulacea* (Mgf.-Dbg.) Stohr.

А. К. Скворцов (1960) указал местонахождения *F. trachyphylla* (определяемого им как *F. longifolia* Thuill.) в Средней России и в более западных районах европейской части СССР, в том числе и в Латвии. Он дает также подробное описание отличительных признаков этого вида. Н. Н. Цвелев (1964) выяснил правильное название вышеуказанного, впервые приведенного Скворцовым для среднерусской флоры вида, и добавляет еще несколько местонахождений в Ленинградской и Калининградской областях.

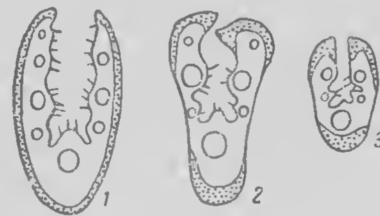


Рис. 1. Поперечные разрезы пластинки листа (точками показана склеренхима).

1 — *Festuca ovina* L. subsp. *ovina* var. *firmulacea* (Mgf.-Dbg.) Stohr; *2* — *F. rupicola* Heuff.; *3* — *F. valesiaca* Gaud.

Участникам 8-й экскурсии прибалтийских ботаников по Юго-восточной Эстонии в июле 1965 г. было показано местонахождение *F. trachyphylla* вблизи р. Мустйыги. При проверке эстонских образцов этого вида, любезно предоставленных нам Линдой Вильясоо, выяснилось, что *F. trachyphylla* в Эстонии представлена двумя разновидностями: var. *trachyphylla* (subvar. *trachyphylla* и subvar. *pubescens* Hackel) и var. *multinervis* Stohr.

F. trachyphylla считается среднеевропейским видом, *F. psammophila* — центрально-среднеевропейским (Rothmaler, 1963). Однако восточная граница распространения указанных видов не может считаться вполне установленной. Выяснение площади распространения *F. trachyphylla* и *F. psammophila* весьма важно для уточнения принадлежности этих видов к определенным элементам флоры. Это дало бы также возможность использовать их при анализе флор отдельных территориальных единиц. Такое выяснение, по-видимому, затрудняется тем, что отличительные признаки, по которым выделяют указанные малые виды, мало известны широкому кругу флористов. Поэтому мы считаем целесообразным не только дать краткие сведения о местообитаниях редких в Литве видов цикла *Festuca ovina*, но и отметить их видовые признаки.

Festuca ovina L. subsp. *ovina* var. *firmulacea* (Mgf.-Dbg.) Stohr — отличается от *F. ovina* L. var. *ovina* более крепким стеблем и толсто-щетиновидными, до 0.9 (1) мм в диам., сизовато-зелеными листьями. От *F. trachyphylla*, с которой эту разновидность овсяницы овечьей часто смешивают, отличается выпуклыми с обеих сторон (не плоскими и не бороздчато-вдавленными) листьями, в сечении[2] продолговато-овальными, в медианной части часто V-образно суженными, со сплошным, несколько утолщенным по бокам (но не по краям и не по медиане) кольцом склеренхимы и с двумя (не четырьмя или больше) ясно выраженными бороздками на внутренней стороне (рис. 1, *1*).

Эта разновидность указана Штором (Stohr, 1960) для Средней, Южной и Юго-Западной Германии.

Обнаружена в окрестностях г. Вильнюс на песках в насаждении сосны между р. Нерис и шоссе Вильнюс—Неменчине; обильно растет вместе с *Corynephorus canescens*, *Scleranthus perennis*, *Thymus serpyllum*. В юго-восточной Литве найдена вблизи шоссе между селами Пирчюпис и Валкининкай на песках по окраине соснового бора; растет вместе с *Corynephorus canescens*, *Silene lithuanica*, *Cardaminopsis arenosa*, *Galeopsis ladanum*, *Oenothera biennis* и близ оз. Йоденай (в районе Швенчёнеляй).

[1] По новейшим данным, приоритетным названием этого вида является *F. rupicola* Heuff.

[2] Для поперечного разреза следует брать верхний лист вегетативного побега, дифференцированный на пластинку и влагалище. Нижние и зачаточные листья часто имеют прерванное кольцо склеренхимы и у таких видов, у которых оно обыкновенно является сплошным.

Экземпляры этой разновидности овсяницы овечьей, собранные в окрестностях Вильнюса в 1961 г., мною ошибочно были определены как *F. trachyphylla*. Фотоснимок под названием *F. trachyphylla* во «Флоре Литовской ССР» (Natkevičaite-Ivanauskiene,

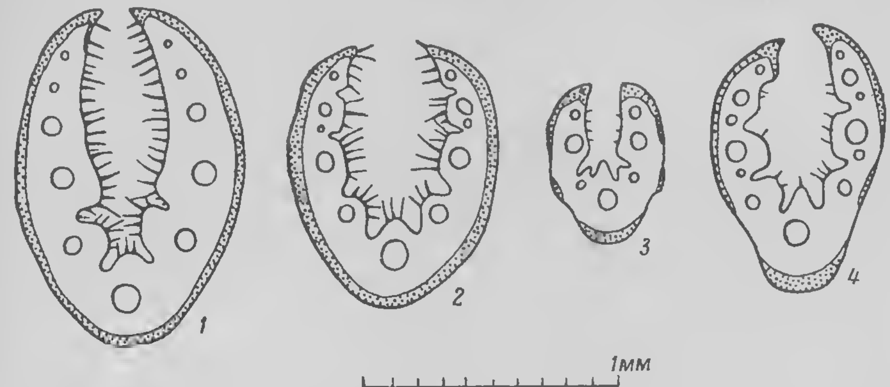


Рис. 2. Поперечные разрезы пластинки листа (точками показана склеренхима).

1 — *Festuca psammophila* (Hackel) Krajina; *2* — *F. polesica* Zapal.; *3* — *F. trachyphylla* (Hackel) Krajina var. *trachyphylla*; *4* — *F. trachyphylla* (Hackel) Krajina var. *multinervis* Stohr.

1963) и рис. 2 на табл. XIX во II томе относятся не к *F. trachyphylla*, а к *F. ovina* var. *firmulacea*.

Чаще в северо-восточной Литве встречается *F. ovina* var. *firmula* (Hackel) Hegi, по морфологическим признакам занимающая промежуточное положение между var. *ovina* и var. *firmulacea*. Листья у этой разновидности 0.6—0.75 мм в диам.

Festuca trachyphylla (Hackel) Krajina. — Листья твердоватые, почти ситниковидные, 0.6—1.1 мм в диам., серо-зеленые, с плоскими или в сухом виде незначительно

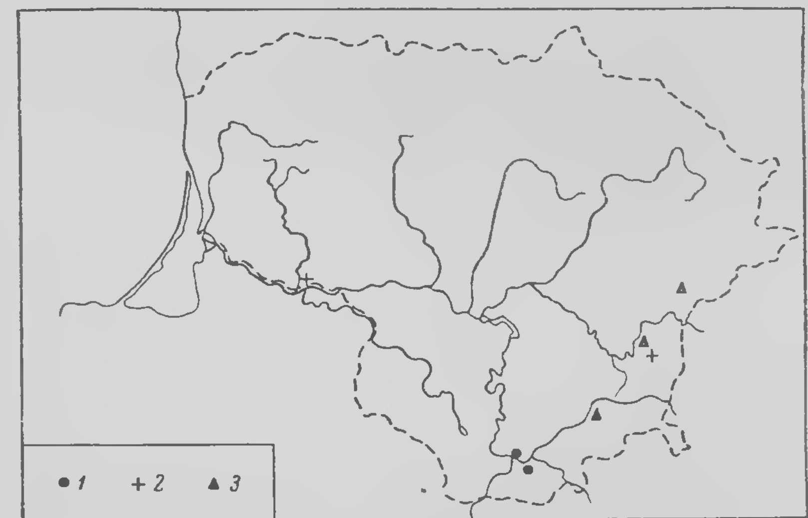


Рис. 3. Местонахождения *Festuca psammophila* (*1*), *F. trachyphylla* (*2*) и *F. ovina* subsp., *ovina* var. *firmulacea* (*3*) в Литве.

вдавленными сторонами; в сечении имеют форму V, с утолщенной по краям и медиане и тонкой по боковым сторонам склеренхимой, прерванной (реже сплошной) (рис. 2, *3* и *4*). Листья с 7 сосудистыми пучками и 4—6 бороздками на внутренней стороне (var. *trachyphylla*), или сосудистых пучков 7—13, бороздок 4—9, а сами листья более широкие (var. *multinervis* Stohr).

Разрезы через листья очень молодых побегов, сделанные перед цветением, могут ввести в заблуждение ввиду того, что склеренхима по бокам таких листьев часто совсем отсутствует и в сечении листа расположена тремя обособленными пучками, как у *F. rupicola*.

Var. *multinervis* Stohr обнаружена в окрестностях Вильнюса вблизи железнодорожной насыпи между ст. Новая Вильня и пос. Викторишкяй, обильно растет на при-

дорожных песках (вместе с *Corynephorus canescens*, *Koeleria glauca*, *Sedum maximum*) и в небольшой, выбитой, травянистой сосновой рощице; var. *trachyphylla* subvar. *pubescens* Hack. найдена на р. Юра близ пос. Стиглишкяй (Шилутского района), в сосновом лесу на придорожных песках с теми же видами, как и в вышеуказанном местонахождении.

Festuca polesica Zapal. — Этот вид, имеющий балтийско-сарматское распространение, характеризуется густо-короткоопушенным стеблем, почти ситниковидными, до 1.1 мм в диам. листьями, наверху быстро заостряющимися, в сечении овальными, со сплошным чехлом склеренхимы равномерной толщины, с 7—9 (11) сосудистыми пучками и 4—8 бороздками на внутренней стороне (рис. 2, *2*) а также с остающимися при основании вегетативных побегов влагалищами опавших листьев.



Рис. 4. *Festuca psammophila* (Hackel) Krajina на склоне коренного берега р. Меркис.

Данный вид мы понимаем в том объеме, как он описан Запаловичем (Zapałowicz, 1906). Скворцов (1964) не разграничивает *F. polesica* Zapal. от *F. beckeri* Hackel, распространенного в европейской части степной зоны. Цвелев (1954) также объединял эти два вида, однако в одной из своих новейших работ по систематике злаков (Цвелев, 1964) он отграничивает *F. polesica* не только от *F. beckeri*, но и от *F. sabulosa* (Anderss.) Lindb. f.

Овсяница полесская отличается от овсяницы Бекера как по определенным морфологическим признакам, так и по географическому распространению. Некоторые из отличительных признаков этих двух видов, а именно, густо-короткощетинистоволосистый стебель, ось и веточки метелки и быстро заостряющиеся листья у овсяницы полесской, отмечены Запаловичем. К ним можно добавить и другие различия (например, у овсяницы Бекера листья на внутренней стороне с 3 неясными ребрами, у овсяницы полесской — с 5—7 ребрами).

В Литве овсяница полесская часто встречается по пескам и сосновым борам побережья Балтийского моря, на Каунасском зандре и на юго-восточной песчаной равнине, реже — на северо-восточной песчаной равнине и по надлуговым террасам низовья р. Немана.

Выявленные Цвелевым различия между *F. sabulosa* и *F. polesica* представляют особый интерес с точки зрения истории формирования флоры побережья Балтийского моря. Однако эти экологические расы не являются достаточно обособленными как морфологически, так и географически, и, на наш взгляд, вряд ли заслуживают выделения в качестве двух отдельных видов. Единственным, более или менее стойким морфологическим отличием между этими расами, как указывает Цвелев, являются всегда шероховатые с наружной стороны листовые пластинки вегетативных побегов *F. polesica* и гладкие, без шипиков, — *F. sabulosa*. Просмотр материала *F. polesica* из Литвы, находящегося в гербарии кафедры ботаники Вильнюсского университета, показывает, что: 1) листовые пластинки всех образцов и юго-восточной и северо-восточной песчаной равнины Литвы являются более или менее шероховатыми; 2) образцы с побережья Балтийского моря (Юодкранте, Прейла, Клайпеда, Паланга) — обычно гладкие, однако некоторые все же покрыты редкими шипиками (почти по всей наружной поверхности листа или в его верхней части); 3) образцы из Каунасского зандра по данному признаку являются промежуточными между вышеуказанными расами, — в одной и той же дерновине одни листья гладкие (только у самого основания все листья с шипиками), другие слегка шероховатые или только в верхней части, или имеются редкие шипики по всей поверхности пластинки. Тот факт, что по берегам Чудского озера встречается *F. sabulosa*, а в соседних бассейнах рр. Нарвы и Луги (в отрыве от основной площади своего распространения) растет *F. polesica*, свидетельствует о том, что эти две расы не являются достаточно обособленными и географически. Поэтому нам представляется более правильным рассматривать *F. sabulosa* и *F. polesica* как две разновидности одного вида (*F. caesia* Smith).

Festuca psammophila (Hackel) Krajina. — Стебли 30—70 см выс., крепкие, гладкие, с сизым налетом под узлами. Листья ситниковидные, гладкие с короткими туповатыми шипиками на верхушке, до 1.4 мм в диам., сизо-зеленые, в сечении овальные, со сплошным кольцом склеренхимы равномерной толщины, с 9—11 (13) сосудистыми пучками и 3 ребрами на внутренней стороне (рис. 2, *1*). Влагалища гладкие, большей частью аметистового цвета, с сизым налетом в верхней части и вблизи узла. Ось соцветия в нижней части почти гладкая. Колоски 5.5—7 мм длины. Ость нижней цветковой чешуи 0.2—0.8 мм дл., редко до 1.5 мм дл. (у *F. polesica* большей частью 1—1.5 мм).

Этот вид принадлежит к пионерам растительности на сыпучих песках. При засыпании песком у растения выше на стебле образуются придаточные корни. Встречается на юго-восточной песчаной равнине Литвы. Обнаружен на склонах высоких



Рис. 5. Склон коренного берега р. Меркис с сообществом Koeleria glauca+Festuca psammophila.

песчаных берегов долины р. Меркис и его притока — маленькой рч. Станге (в окрестностях г. Меркине) и р. Скроблюс (вблизи с. Дубиникай Варенского района).

Особого внимания и защиты заслуживает местопроизрастание данного вида на южном склоне высокого коренного берега р. Меркис в окрестностях Меркине (рис. 5). На всем этом склоне *F. psammophila* обильно растет на полузакрепленных песках в сообществе пионерного характера вместе с представителями меридионального континентального (*Asparagus officinalis*), субмеридионального (*Berberis vulgaris*) и субмеридионального континентального (*Plantago indica*, *Scabiosa ochroleuca*) элементов флоры и другими южно- и умеренно-континентальными видами (*Silene otites*, *Sempervivum soboliferum*, *Koeleria glauca*). Из более редких видов на данном склоне следует отметить *Polygonum neglectum* Bess., площадь распространения которого не вполне выяснена.

Festuca psammophila (Hackel) Krajina×*F. polesica* Zapal. — Отличается от *F. psammophila* короткощетинистоволосистыми стеблем (по крайней мере в верхней части) и осью соцветия, а также присутствием очень немногочисленных шипиков на листовых пластинках. Гибрид найден на склоне высокого песчаного берега р. Скроблюс вблизи с. Дубиникай (Варенского района) совместно с *F. psammophila*. Поблизости здесь растет и *F. polesica*.

Festuca rupicola Heuff. (*F. sulcata* [Hackel] Nyman). — Листовые пластинки 0.55—0.85 мм в диам., в сухом виде вдавленные, с бороздками по сторонам, в сечении Y-образные, с прерванной, расположенной по краям листа и медиане склеренхимой, обычно с 5 сосудистыми пучками.

Обнаружена на песках в окрестностях г. Каунас. Собрана В. Кохом (Walo Koch) и Й. Купрявичюсом в 1925 г. и определена ими как *F. ovina* L. var. *glauca* Hackel. Листья у обоих изученных экземпляров с 7 сосудистыми пучками (рис. 1, *2*). Такую расу, отклоняющуюся по числу сосудистых пучков от типичной *F. rupicola*, рассматривают в качестве особой разновидности — var. *sulcataeformis* (Mgf.-Dbg.) Stohr. Вероятно, в Литве является заносным растением.

Этот европейский вид во «Флоре СССР» не отграничен от *F. valesiaca* Gaud. — евразиатского вида, продвинувшегося далее на восток, отличающегося от *F. rupicola* более узкими, 0.4—0.65 мм в диам., листьями (рис. 1, *3*) и наличием сизоватого, стирающегося налета на их поверхности. Такие таксоны, однако, особенно важно различать в связи с кариологическими исследованиями. Вместе с тем следует отметить, что *F. valesiaca* отличается от *F. rupicola* главным образом тем же признаком (а именно, шириной листовой пластинки), по которому различают друг от друга указанные выше разновидности видов *F. ovina* (var. *ovina*—var. *firmula*—var. *firmulacea*) и *F. trachyphylla* (var. *trachyphylla*—var. *multinervis*). Сходные изменения в данном случае неодинаково трактуются с таксономической точки зрения. Следуя закону гомологических рядов изменчивости (Вавилов, 1935), такую оценку таксономических признаков нельзя считать верной. Вероятно, правильнее было бы считать *F. rupicola* и *F. valesiaca* разновидностями одного вида. Возможно, что такого же рода соотношение имеется и между *F. beckeri* и *F. polesica*, хотя разница между данными таксонами, по всей вероятности, глубже, чем у вышеотмеченных.

Литература

Вавилов Н. И. (1935). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд. — Скворцов А. К. (1960). Об одном новом для среднерусской флоры виде злака — овсянице длиннолистной (*Festuca longifolia* Thuill.). Бюлл. МОИП, отд. биолог., XV, 5. — Скворцов А. К. (1964). *Festuca* L. — Овсяница. Арктическая флора СССР, II. — Цвелев Н. Н. (1954). *Gramineae* — Злаковые. В кн.: П. Ф. Маевский. «Флора средней полосы европейской части СССР». 8-е изд. — Цвелев Н. Н. (1964). О некоторых критических и новых для европейской части СССР видах злаков. Новости систематики высших растений: 20—30. — Natkevičaite-Ivanauskiene M. (1963). *Gramineae.* Lietuvos TSR Flora, II. — Rothmaler W. (1963). Exkursionsflora von Deutschland, IV. Kritischer Ergänzungsband. — Stohr G. (1960). Gliederung der Festuca ovina-Gruppe in Mitteldeutschland unter Einschluss einiger benachbarter Formen. Wiss. Zeitschr. M.-Luther Univ. Halle-Wittenb., Math.-Nath. Reihe 5, IX, 3.—Zapalowicz H. (1906). Krytyczny przegląd roślinności Galicyi, I.

Вильнюсский государственный университет им. В. Капсукаса.

(Получено 20 IX 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941/01/635.9 : 058

Huntia. A yearbook of botanical and horticultural bibliography. Vol. 1. Pittsburgh The Hunt Botanical Library, 1964; VI, 221. $7.05. (**Хунтия.** Ежегодник ботанической и садоводческой библиографии, том. 1. 1964).

В октябре 1961 г. Технологическому институту Карнеги в Питсбурге (США) была подарена вместе со специально выстроенным зданием богатейшая коллекция ботанической литературы, которую свыше 60 лет собирала Рейчел Хант (Rachel McMasters Miller Hunt, 1882—1963). Особенно хорошо в этой коллекции, получившей теперь статус научного учреждения под названием Хантовской ботанической библиотеки (Hunt Botanical Library),[1] представлена старая литература по ботанике и садоводству, в частности издания с изображениями растений. Среди этих книг насчитывается 8 инкунабул и около 600 изданий XVI—XVII вв. В фондах библиотеки имеются также собрания портретов и автографов ботаников.

Несмотря на несколько библиофильский характер коллекции в целом, она представляет большую научную ценность и может служить хорошей документальной основой для исследований в области истории ботаники и ботанической библиографии. Об этом свидетельствуют вышедшие первые тома каталога библиотеки, охватывающие ее фонды по XVIII в. включительно.[2] К сожалению, их выход в свет не был отмечен в нашей печати, хотя они при очень малом тираже (750 экз.) были получены рядом советских книгохранилищ, в том числе и библиотекой Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Этот каталог — важнейшее пособие по ботанической библиографии и по истории ранней ботанической литературы, отличающееся редкостной тщательностью и детальностью описаний, а, кроме того, богатством комментариев и справочного аппарата.

Хантовскую библиотеку возглавил известный американский ботаник Дж. Лоуренс (George H. M. Lawrence). Под его же редакцией вышел рецензируемый первый том ежегодника, посвященного, как сказано на обороте титульного листа, «изучению литературы по систематической ботанике и садоводству, по ранним этапам развития сельского хозяйства и медицинской ботанике, литературы о ботанических путешествиях и экспедициях, и родственным разделам ботанической биографии, иконографии и библиографии».

С большим вкусом изданный том (хорошая бумага, изящный шрифт, прекрасные иллюстрации и заставки) содержит много интересного материала.

Часть статей непосредственно касается деятельности Хантовской библиотеки. Так Дж. Лоуренс рассказывает об ее издательских планах (серия монографий, начатая двухтомником, посвященным М. Адансону; серия факсимильных репродукций, начатая воспроизведением альбома Ch.-L. L'Heritier de Brutelle «Sertum Anglicum»). Он же написал краткую биографию основательницы библиотеки. Сюда же относится

[1] Краткую характеристику библиотеки см. в книге: R. A. Wells, ed. The Rachel McMasters Miller Hunt Botanical Library, Carnegie Institute of Technology. Its collections, program and staff. Pittsburgh, 1961 : VIII, 35.

[2] Catalogue of botanical books in the collection of Rachel McMasters Miller Hunt. Vol. 1—2. Pittsburgh. The Hunt Botanical Library, 1958—1961. Первый том, составленный Дж. Квинбай (Jane Quinby), охватывает ботанические рукописи и книги 1477—1700 гг. Второй том, автором которого является А. Стивенсон (Allan H. Stevenson), состоит из двух книг. Первая представляет собой введение в изучение ботанической литературы XVIII в.; в ее составлении принимали участие, кроме Стивенсона, такие знатоки истории и библиографии ботаники, как Г. Данзорн (Gordon Dunthorne), Дж. Джилмор (John S. L. Gilmour) и Уильям Стирн (William T. Stearn). Вторая часть содержит описание книг XVIII в. Подготавливаемый третий том будет касаться книг 1801—1825 гг., над ним работает И. Макфейл (Ian MacPhail). Готовится также дополнение к первому тому. Сведения о книгах 1826—1840 гг. войдут в планируемое издание «Bibliographia Huntiana» (см. ниже).

информация о плане издания «Bibliographia Huntiana», в котором должна быть описана мировая ботаническая литература (и книги, и статьи) за 1730—1840 гг. Предполагаемый объем библиографии — 16 томов, срок — не менее 10 лет. К работе над ней привлекаются ботаники разных стран. В качестве образца приведено описание того же «Sertum anglicum».

Деятельности библиотеки посвящен также ряд небольших заметок. В них перечислены наиболее ценные ее поступления за 1960—1963 гг.; охарактеризована коллекция ботанических рисунков и печатной графики; дана характеристика собрания рукописей Агнес Арбер, приобретенного библиотекой после ее смерти; приведено описание коллекции портретов ботаников (почти совершенно отсутствуют портреты наших соотечественников); дано краткое извлечение из годового отчета библиотеки за 1963 г. и т. д.

Несколько статей посвящено описанию отдельных библиографических редкостей (H. H. Jackson «The procession of flowers in Colorado» — альбом, изданный в 1886 г. в 100 экз.; J. W. Titford «Sketches towards a hortus botanicus americanus», 1811, и др.).

Более общее значение имеет обширная статья Дж. Хеллера о ранней истории биномиальной номенклатуры. И. Макфейлу принадлежит небольшая, но весьма содержательная статья «Введение в библиографию для ботаников», в которой говорится об особенностях библиографического описания старых книг.

Дж. Лоуренс опубликовал список работ известного американского коллектора и интродуктора растений Дэвида Ферчайлда (David Fairchild, 1876—1954) и краткую хронологию его жизни и деятельности.

Среди авторов ежегодника мы видим не только сотрудников Хантовской библиотеки; к дальнейшему участию в издании широко приглашаются все ботаники и библиографы.

«Huntia» — это первое в мировой литературе серийное издание, специально посвященное вопросам ботанической библиографии. Вышедший первый том показывает, что оно стоит на высоком научном уровне. Новым изданием должен заинтересоваться широкий круг ботаников.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова Академии наук
СССР, Ленинград.

(Получено 14 I 1966).

УДК 019.941 : 581.9 (52)

J. Ohwi. Flora of Japan. (In English). A combined, much revised, and extended translation by the author of his «Flora of Japan» (1953) and «Flora of Japan—Pteridophyta» (1937). Ed. by F. G. Meyer and E. H. Walker. Washington, Smithsonian Institution, 1965: X, 1067, 17 fig., 9 pl. $ 25.00. — (**Дж. Ови.** Флора Японии. (На английском языке).

Выход в свет «Флоры Японии» — переработанного и дополненного перевода на английский язык двух книг известного японского ботаника Джисабуро Ови — весьма значительное явление.

Несмотря на широкое развитие флористических исследований в Японии, несмотря на наличие там большого количества систематиков, многие из которых пользуются мировой известностью, несмотря, наконец, на существование ряда обобщающих работ по флоре Японии, ботаники, не знающие японского языка, но желающие познакомиться с этой флорой, находились в очень трудном положении. После издания в 1875—1879 гг. двухтомного труда А. Франше и П. Саватье (A. Franchet et P. A. L. Saatier. Enumeratio plantarum in Japonia sponte crescentium hucusque rite cognitarum) не выходило ни одной сводной работы, охватывающей флору страны в целом. Это обстоятельство и побудило американских ботаников Фредерика Мейера и Эгберта Уокера предпринять издание указанной книги, переведенной на английский язык самим автором. Финансировалось предприятие Национальным научным фондом, вначале через Миссурийский ботанический сад, а затем через Смитсоньевский институт, опубликовавший в конечном счете этот труд. Кроме указанных трех лиц (автор и редакторы), в подготовке «Флоры» к изданию принимал участие ряд японских и американских ученых. Следует отметить, что семейства *Araceae*, *Eriocaulaceae* и *Juncaceae* обработал Т. Конма, а семейство *Compositae* — С. Китамура.

Книге предпослано небольшое введение, содержащее конспективный фитогеографический очерк Японии, и столь же сжатый обзор истории флористического исследования страны.

Сама флора содержит ключи для определения семейств, родов и видов и краткие описания видов, объемом в среднем в 12—25 строк (книга набрана петитом в два столбца). Описание вида включает: латинское название (номенклатура приведена в соответствие с международными правилами 1961 г.); основные синонимы; японское название (в транскрибированной форме); морфологическая характеристика; сведения о географическом распространении в Японии; общее географическое распространение. В отношении объема таксонов принята, как говорит автор, «консервативная трактовка». Описания принимаемых разновидностей помещены вслед за описаниями соответствующих видов и составлены они по тому же плану. Общее число учтенных видов и разновидностей — около 4500.

Для папоротниковидных принята система Копленда, для семенных растений — система Энглера и Прантля.

Географические границы флоры совпадают с современными границами Японии (с изъятием о-вов Токара).

Иллюстраций (фотографии и штриховые рисунки) очень мало — всего на них изображено около 60 характерных японских видов. Помещение столь малого количества изображений во флористическом сочинении, как нам кажется, мало повышает научную ценность книги.

В конце помещен тщательно составленный список сокращений фамилий цитируемых авторов (с годами рождения и смерти). Для японских и китайских авторов приводятся также подлинные начертания фамилий. Книга снабжена двумя алфавитными указателями названий растений: японских и латинских. Приложена карта Японии с границами провинций.

Детальная критическая оценка подобного капитального труда может быть дана, естественно, только коллективом систематиков и лишь после тщательного изучения книги. Но и теперь можно сказать, что, каковы бы ни были критические замечания в связи с трактовкой автором того или иного таксона, «Флора Японии» Джисабуро Ови составляет крупный вклад в мировую флористическую литературу. Она вводит в эту литературу в обобщенной форме огромный фактический материал, касающийся очень интересного района Земли. Особенно важен выход ее в свет для ботаников Советского Союза — ближайшего соседа Японии.

Д. В. Лебедев

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 I 1966).

УДК 019.941 : 581.9 (410)

W. Keeble Martin. The concise British flora in colour. Ebury Press and Michel Joseph, London, 1965. 35 shill. (**В. Кибл Мартин.** Краткая Британская флора в красках. 1965).

За последние годы повсюду отмечается повышение интереса широких слоев населения к природе, в том числе к миру растений. В связи с этим возрастает и потребность в популярных руководствах, и особенно таких, как недорогие атласы с цветными рисунками. У нас пока подобных изданий очень мало, но несомненно в ближайшие годы предстоит создание целой их серии. В связи с этим интересно ознакомиться с новым английским популярным атласом. Автор — любитель ботаники — готовил рисунки с живых растений в течение нескольких десятилетий. На 94 цветных и 6 черных таблицах (черным изображены злаки и хвойные) помещены рисунки 1480 видов цветковых растений Британских островов. Очень краткий текст, содержащий описание основных признаков каждого вида и указание на распространение в двух словах, помещены на страницах, противолежащих таблицам, что, конечно, очень удобно. Таблицы скомпанованы с большим умением: чрезвычайно компактно (на одну таблицу приходится в среднем по 15 видов), но вместе с тем большинство рисунков достаточно хорошо показывает характерный облик растения; все изображения немного меньше естественной величины. Удачно размещены подписи с названиями видов: не в отдельной легенде, как это обычно делается, а прямо на самих рисунках, что, опять-таки, гораздо удобнее. Большинство растений изображено хорошо. Особенно удачны рисунки гераней, бобовых, ворсянковых, колокольчиков, заразих, большинства сложноцветных. Но есть и мало удачные, как например *Cotoneaster integerrima* (плоды), *Inula helenium*, *Lathraea squamaria*, *Najas marina*, *Carex montana*, *Puccinellia rupestris*. Часто разные виды одного рода трудно различимы или вовсе неразличимы, например *Betula pendula* и *B. pubescens*, *Prunus spinosa* и *P. insititia*, виды *Scleranthus*, *Deschampsia*, *Trisetum* и др. Естественно возникает вопрос: если художник не смог отобразить различий между двумя (или более) видами — не следует ли помещать рисунок только одного вида? Этим, к сожалению, грешит не только рецензируемая книга, но и многие другие издания (вспомните, например, рисунки к родам *Poa* или *Festuca* во «Флоре СССР»). Как и почти во всех «атласах», в рецензируемой книге самое слабое место в передаче цветов — цвет зелени. Например, у *Turritis glabra* листья изображены тем же цветом, что и у *Cardamine amara*, у голубики — одинаковые с брусникой; зелень у *Carex panicea* показана тем же желтоватым оттенком, что и у *C. vaginata*. Еще П. Ф. Маевский в предисловии к своей «Флоре Средней России» выразительно отметил известный антагонизм между «точностью» определения видов и «легкостью и скоростью». Надо ясно понимать, что цветные рисунки служат прежде всего «легкости и скорости», а не «точности». Для различения видов во многих родах, как например *Sagina*, *Minuartia*, *Callitriche*, *Galium*, *Myosotis*, *Salix*, не говоря уже о злаках и осоках, цветные рисунки

менее пригодны, чем черные. Даже если между видами есть четкие цветовые отличия (например, оттенок зелени у ив или осок), передача их в печати обычно не удается. Составители цветных атласов должны все это учитывать. Не следует пытаться получить от цветных рисунков больше того, что они реально могут дать. Если желательно внести в атлас элемент «точности», надо давать штриховые рисунки диагностически важных деталей.

Несмотря на некоторые отмеченные недостатки, в целом рецензируемая книга производит весьма благоприятное впечатление. Особо надо отметить чрезвычайную тщательность и чистоту оформления, высокое качество печати, переплета. Несомненно советские ботаники и педагоги ознакомятся с книгой с большим интересом.

А. К. Скворцов.

Московский государственный университет.

(Получено 17 IX 1965).

УДК 019.941 : 581.9 (410)

Local Floras. Ed. by J. J. Wanstall. Bot. Society of the British Isles. Conference Reports, N 7, London, 1963, 119p. **«Местные флоры».** Отчет о **конференции Ботанического общества Британских островов.**

Рецензируемая книга представляет собой сборник докладов и изложение дискуссий на конференции Ботанического общества Британских островов, состоявшейся в ноябре 1961 г. и посвященной созданию местных (областных) «Флор». Доклады в сборнике подобраны так, что позволяют всесторонне обсудить тему конференции и следуют один за другим в логической последовательности.

Вначале идет исторический обзор «Флор» (начиная с изданного в 1660 г. «Каталога растений, растущих вокруг Кембриджа» Джона Рея), затем обсуждается вопрос — «что писать и зачем писать», далее разбираются различные частные организационные и методические вопросы и, наконец, — практические проблемы финансирования и сбыта издания. В краткой рецензии нет возможности изложить или тем более обсудить содержание каждого доклада в отдельности. Поэтому остановимся только на некоторых пунктах, которые представляются наиболее интересными и существенными, имея ввиду, что создание областных «Флор» и у нас является актуальной задачей.

У британских ботаников под «местной флорой» разумеется главным образом флора графства, реже — его части. (Графство — основное административное подразделение страны; в Великобритании вместе с сев. Ирландией — 101 графство). В послевоенные годы было опубликовано 6 местных «Флор», еще 39 находятся в стадии подготовки. Согласно сведениям, собранным об этих «Флорах» Боуэном (H. J. M. Bowen, стр. 102 сборника), размеры охватываемой «Флорой» территории колеблются от 16 до 8000 км² (площадь Московской области 48 400 км², Мурманской обл. 139 100 км², а Коми АССР 404 600 км²). Длительность подготовки «Флоры» от 5 до 60 лет. Большей частью «флоры» — коллективные предприятия: инициатор и составитель (или группа составителей) опирается на помощь местных любителей; но ряд флор целиком подготовлен 1—2 лицами. Ключи для определения видов, как и описания видов, в большинстве «Флор» отсутствуют. Судя по докладам и дискуссиям на конференции, главное, к чему стремятся составители «Флор», — это наиболее полное и детальное выявление распространения видов в своей области, для чего проводится систематическое обследование всей территории. Некоторые «Флоры», поддерживаемые университетами или научными обществами, имеют очень разработанную и детализированную программу. Пример такой программы дан в докладе Хоукса и Ридта (J. G. Hawkes, R. C. Readett) о работе над флорой Уорикшира; в этой «Флоре» особый упор делается на выяснение приуроченности видов к местообитаниям. Вся территория графства разделена на квадраты со стороной в 1 км; добровольные сотрудники, главным образом, местные любители, обследуют каждый квадрат, пользуясь специальными инструкциями и анкетами. Нахождение простых для определения видов только помечается на карточках, представители трудных и критических групп должны собираться в гербарий. Авторы, готовящие «Флору» единолично, накапливают тоже немалый первичный материал. Гуд (R. Good) для своей «Флоры Дорсетшира» (1953) составил 7500 локальных списков, а Гроуз (D. Grose) для «Флоры Уилтшира» (1957) — 4500 списков. Но все же, конечно, в большинстве случаев за единицу обследования берется не квадратный километр, а более крупная площадь — церковный приход, водосбор небольшой речки или более крупный квадрат карты.

Многие «Флоры» включают данные по геологии и почвам своего района, историю ботанического исследования, иногда — биографические сведения о местных ботаниках. Очень немногие содержат местные названия растений или местные данные по фенологии. В дискуссиях на конференции выражались пожелания о включении в местные «Флоры» наблюдений и критических замечаний таксономического характера, но опубликование здесь каких-либо новых таксонов или новых комбинаций признано неуместным. Очень справедливое замечание сделано в докладе Аллена (D. E. Allen — стр. 15): раз опубликованная «Флора» области, пусть даже совсем плохая, на много лет закрывает дорогу всякой другой, даже гораздо лучшей, «Флоре» этой же области.

В Англии местная «Флора» пока не может рассчитывать на массовый тираж. Реальна продажа от 500 до 1000 экз. «Флора Бедфордшира» Дони (J. G. Dony, 1953) была напечатана в количестве 1 тысячи экз.; продано 700 экз., еще 70 разослано бесплатно (в дар, для отзывов и т. п.). Половина покупок сделана местными жителями, среди которых, конечно, ботаников очень мало, ради интереса к своей природе и просто из патриотизма; половина — ботаниками и учреждениями за пределами графства. Средний размер местной «флоры» около 400 страниц. Напечатать 700—800 экз. такой книги стоит 1000—1200 английских фунтов; следовательно, чтобы издание окупило себя, продажная цена экземпляра должна быть около 2 фунтов или лишь немного менее; но если распространение книги авторы (или научное общество) не возьмут на себя, и оно пойдет обычным путем через издательства и книготорговцев, цена может стать почти вдвое выше. Несмотря на такую нелегкую ситуацию, английские коллеги смотрят на издание местных «Флор» оптимистически. Они готовят, как сказано, еще целых 39 «Флор». Отчасти английские ботаники возлагают надежды на поддержку научных учреждений и обществ; по заверению упомянутого д-ра Дони, Королевское общество никогда не откажет в финансовой помощи для издания «Флоры». Однако главный источник оптимизма — наблюдающийся за последнее время среди широкой публики огромный рост интереса к природе, в частности к миру растений. Д-р Боуэн даже заявил (стр. 19), что в течение предстоящих 40 лет число членов Британского ботанического общества вероятно удесятерится.

Конечно, в книжке затрагивается и ряд вопросов, для нас малоинтересных, как например о переиздании сводного для всех графств списка видов, о том, как облегчить доступ для флориста на частные усадьбы и т. п. Однако все это не занимает много места, основное же содержание сборника несомненно интересно для всякого, кто причастен к изучению местных флор или, тем более, к их обработке для печати. К тому же все доклады и дискуссии изложены очень живым, почти разговорным языком, отчего книжка читается не только легко, но и с удовольствием.

А. К. Скворцов.

Московский государственный университет.

(Получено 17 IX 1965).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 576.16 : 001.4 : 947.001

С. Ю. Липшиц

ТЕРМИН «ВИД» В РУССКОЙ НАУЧНОЙ ЛИТЕРАТУРЕ

S. J. LIPSCHITZ. THE TERM «SPECIES» IN THE RUSSIAN SCIENTIFIC LITERATURE

Авторы отечественных сводок, посвященных трактовке понятий «вид» (в биологическом смысле) и «видообразование» (Регель, 1866; Вавилов, 1931а, 1931б; Комаров, 1940, 1944; Завадский, 1961) не касаются вопроса — когда в русской литературе в первый раз был употреблен термин «вид». Оказывается, что этот термин в России был применен еще в 1727 г., т. е. всего через два года после основания Академии наук (239 лет тому назад). Это впервые отметил акад. П. П. Пекарский в своей ныне забытой статье (Пекарский, 1865). Занимаясь в 1863—1864 гг. составлением истории Академии наук и публикуя отчет о проделанных работах, Пекарский пишет: «Слово вид, как термин в естественных науках встречается уже в отчете 1727 года». В приложенном к статье «Донесении о состоянии и деятельности Академии наук за первые годы ее существования, т. е. 1726 и 1727» читаем следующее: «Иоанн Христиан Буксбаум, ботаники профессор, первую центурию, или сотницу трав *новых видов* (курсив мой, — *С. Л.*), которые в турецком своем путешествии собрал, Академии наук подал. . .».

В течение долгого времени в русском языке вместо термина «вид» (в биологическом смысле) бытовал другой — «порода». Так, в старинном «Словаре Академии Российской по азбучному порядку расположенному» (ср. ч. I, А—Д, СПб., 1806, столбец 505) слово «вид», как естественноисторический термин, отсутствует. Но в этом же словаре (ср. ч. V, П—С, СПб., 1822, столбец 5) приводится слово «порода». Оно толкуется так: «В царстве природы: вид животных, растений или ископаемых, имеющих одинакий наружной отличительный признак». В последующих отечественных энциклопедиях уже появляется объяснение понятия «вид». Так, в неоконченном энциклопедическом лексиконе Плюшара (Плюшар, 1837) читаем: «Вид (species) в логике есть понятие, которым выражается совокупность признаков, свойственных многим предметам; например понятие лев заключает в себе все нераздельные известной породы животных (см. *Неделимое*, *Нераздельное*), которых признаки сходны; понятие бывает Видом только с отношения к другому высшему понятию, в круг которого оно входит, и становится Родом, когда мы рассматриваем его в отношении к понятиям низшим, ему подчиненным (см. *Понятие Род*)». Слова, набранные курсивом, на которые сделаны ссылки в этой заметке, в Энциклопедии Плюшара не появились, так как соответствующие тома издания не вышли в свет.

Насколько я знаю, четкое определение понятия «вид» и указание на его отличия от термина «порода» впервые в справочной русской литературе появилось в первом издании «Толкового словаря» В. И. Даля (1863). Привожу толкование понятия «Вид» Даля: «В естественных науках собрание животных или растений (по иным также ископаемых), в сущности вполне между собою схожих и обозначаемых одним видовым названием: волк, чиро́к, шиповник. . . Вид составлен из особей, неделимых, различающихся иногда только видоизменениями или породою; так например род Пес состоит из видов: собака, волк, лиса, шакал, корсук и прочих, а борзая, лягавая, пудель, моська суть видоизменения или породы собаки. Неправильно употреблять (термин, — *С. Л.*) порода вместо вид; вид установлен природою, а породы переходят одна в другую, всегда сохраняя вид; в принятии учеными родов бывает много произвола».

Из приведенного выше явствует, что определение понятия «Вид», одного из основных, с которым имеет дело любой натуралист, издавна привлекало внимание русских ученых.

Литература

Вавилов Н. И. (1931а). Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26, 3 : 109—134. — Вавилов Н. И. (1931б). Отдельный оттиск. — Даль В. И. (1863). Толковый словарь живого великорусского языка 1,

А—З : 179. — Завадский К. М. (1961). Учение о виде. — Комаров В. Л. (1940—1944). Учение о виде у растений. (Страница из истории биологии). 1-е изд. (1940); 2-е изд. (1944). — Пекарский П. П. (1865). Отчет о занятиях в 1863—64 годах по составлению истории Академии наук. Зап. Акад. наук, 7, прилож. 4, СПб.— Плюшар. (1837). Энциклопедический лексикон, 10 : 91, СПб. — Регель Э. Л. (1866). Растительный вид. Натуралист. Журнал естествознания и сельского хозяйства. Год 3, 1 : 5—10; 2—3 : 17—20; 4 : 49—53; 6 : 85—90. Отд. оттиск. СПб.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 I 1966).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

ТРЕТЬЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ В г. ФРУНЗЕ И ЭКСКУРСИЯ ПО ЦЕНТРАЛЬНОМУ ТЯНЬ-ШАНЮ

С 9 рисунками

L. I. IVANINA. THIRD CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF INVESTIGATION AND UTILIZATION OF THE FLORA AND VEGETATION OF HIGH-MOUNTAIN REGIONS, HELD AT FRUNZE, AND THE EXCURSION THROUGH THE TIEN-SHAN MTS.

Комиссия Всесоюзного ботанического общества по изучению высокогорий практикует различные формы работы. Весьма плодотворным оказалось сочетание научных совещаний с ботанико-географическими экскурсиями.

Первое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения растительности и флоры высокогорий состоялось в Ленинграде зимой 1958 г. (см. статью И. Д. Кильдюшевского «Совещание по высокогорной флоре и растительности». Бот. журн., 1958, № 10). Доклады Совещания были опубликованы («Проблемы ботаники. V. Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий», 1960).

Второе совещание было проведено летом 1961 г. в Тбилиси и сопровождалось двухдневными экскурсиями в высокогорные районы Кавказа. Перед началом Совещания были опубликованы тезисы докладов («Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий»); после Совещания были напечатаны две хроникальные статьи: Л. И. Иваниной («Второе Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий». Бот. журн. 1961, № 6) и М. И. Котова («Друга нарада з питань вивчення та освоєння флори та рослинності високогір'я». Укр. бот. журн. 1961, № 5).

Часть докладов, представленных Второму совещанию, опубликована («Проблемы ботаники, VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий» 1965). Работы флористического и геоботанического характера публикуются в сборнике в 1966 г. «Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования». В промежутке между Вторым и Третьим совещаниями была проведена длившаяся две недели экскурсия по Украинским Карпатам (см. статью А. И. Толмачева и Л. И. Иваниной «Ботанико-географическая экскурсия на Украинские Карпаты» Бот. журн., 1965, № 3).

Организация всесоюзных совещаний по высокогорьям важна как средство объединения сил ботаников, независимо от их ведомственной принадлежности и узкой специальности; эти совещания способствуют преодолению разобщенности специалистов и лучшей координации их работ. Ботанические экскурсии дают возможность ботаникам-высокогорникам ознакомиться с новыми для них горными районами, обсудить ряд вопросов непосредственно в поле и пополнить коллекции своих институтов ценными материалами. Интервалы между сессиями заранее не определяются.

Высокогорьями в ботанических работах принято считать пространства, расположенные выше климатической границы лесов, независимо от гипсометрического уровня. Для ряда республик изучение растительного покрова высокогорий имеет большое народнохозяйственное значение.

Для многих ботанических работ в высокогорных районах характерна координация исследований в различных областях ботаники и тесная связь экспедиционных (флористических и геоботанических) исследований с экспериментами.

На очередную Всесоюзную сессию участники Совещания собрались в июле 1965 г. в столице Киргизской ССР г. Фрунзе. Совещание организовано Академией наук Киргизской ССР и Киргизским отделением ВБО. Оно проходило с 13 по 16 июля 1965 г.

В Совещании приняли участие более 100 ботаников и представителей смежных наук, работающих в различных научно-исследовательских институтах и высших учебных заведениях 10 союзных республик.

Были сделаны заявки на 93 доклада, но не все из них были заслушаны, так как часть докладчиков из-за занятости полевыми работами не смогла приехать. Но, несмотря на некоторые затруднения с проведением Совещания в разгар экспедиционных работ, именно в этот период оно все же целесообразно; в это время можно совмещать сессию с экскурсиями.

К началу Совещания Всесоюзным Ботаническим обществом был опубликован сборник тезисов докладов («Третье совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тезисы докладов», 1965).

В первом заседании приняли участие президент АН Киргизской ССР К. К. Караев и секретарь ЦК КПСС Киргизии Б. Т. Мураталиев. Вице-президент АН Киргизской ССР проф. **Н. И. Захарьев** в своей вступительной речи приветствовал от имени Академии собравшихся на сессию ботаников союзных республик. Он указал на большое значение ботанических исследований для Киргизской ССР в связи с задачей подъема ведущей отрасли сельского хозяйства республики — животноводства. От имени Всесоюзного ботанического общества Совещание приветствовал **А. И. Толмачев**, отметивший важность проблемы изучения природы высокогорий, изучения жизни растений в крайних условиях существования. Далее он обрисовал задачи открывшейся сессии.

Собрание ботаников приветствовал председатель республиканского отделения Всесоюзного географического общества **С. У. Умурзаков**.

Итогам геоботанического изучения высокогорий было посвящено наибольшее число докладов. Центральное место здесь заняли сообщения, касающиеся растительности Киргизской ССР. В обстоятельном докладе **И. В. Выходцева** (г. Фрунзе) был изложен материал по классификации растительности Тянь-Шаня. В докладе **Л. И. Поповой** «Типы растительности верховий рек Нарына и Тарима» были сообщены выводы многолетних и тщательно проведенных фитоценологических работ в юго-восточной части Центрального Тянь-Шаня, расположенной выше 2500 м над ур. м.

Особенности растительного покрова Западного Памира были охарактеризованы в докладе **О. Е. Агаханянца** (пос. Мургаб на Памире). Докладчик считает, что пояса растительности Западного Памира следует подразделять на два ряда: ксерофитный (пояса горных пустынь, нагорных ксерофитов, горных степей и криофильной растительности) и мезофитный (горно-тугайные лесные и луговые сообщества).

В связи с вышеперечисленными докладами развернулось обсуждение вопросов типологии и особенно терминологии, которая применительно к горным странам недостаточно разработана. В обсуждении приняли участие И. Х. Блюменталь, М. Ф. Сахокиа, Н. П. Акульшина и др. В своем заключительном выступлении по этому разделу А. И. Толмачев подчеркнул, что классификация очень нужна, но не может отражать всю сложность явлений природы; всякая классификация должна быть достаточно проста, доступна для понимания. В обозначениях типов растительных формаций надо отдавать предпочтение кратким и легко произносимым словам и более простым оборотам речи.

Состояние лесной растительности на ее верхнем пределе (главным образом вопросы биологии и географии, а также влияние различных факторов в прошлом и настоящем) было охарактеризовано в докладах **И. Т. Васильченко** (Ленинград) «Замечательная „аномалия“ в развитии деревьев и кустарников у верхней границы их распространения», **А. Г. Долуханова** (г. Тбилиси) «Факторы, определяющие зависимость верхних пределов леса от континентальности климата», **В. Г. Колищука** (г. Львов) «Оценка современного состояния и динамики древесно-кустарниковой растительности у верхнего предела ее распространения на основании изучения динамики прироста стлаников высокогорий Карпат».

Среди сообщений, посвященных флоре высокогорий, отметим доклад **А. Л. Харадзе** (Тбилиси) «Флора субнивального пояса Большого Кавказа»). Она обратила внимание на необходимость выделения на Большом Кавказе субнивального пояса и указала на колебания его границ в зависимости от высоты снеговой линии, от продвижения с запада на восток и других факторов. Докладчик сделал вывод об автохтонности ядра субнивальной флоры. Харадзе предполагает, что данный пояс возник в начале плейстоцена. В докладе были рассмотрены ареалы эндемичных растений, принадлежащих в частности, к монотипным и олиготипным родам: *Pseudovesicaria* (Boiss.) Rupr., *Vavilovia* Fed., *Symphyoloma* C. A. Mey., *Eunomia* DC., *Didymophysa* Boiss., *Coluteocarpus* Boiss.; освещены фитоценологические особенности растительности субнивального пояса: распространение замещающих и развитие монодоминантных ассоциаций, обеднение видового состава альпийских ковров; была подчеркнута популяционная изменчивость таких видов, как *Cerastium polymorphum* Rupr., *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey.

В докладе **П. Л. Горчаковского** (г. Свердловск) «Состав и эколого-географические особенности высокогорной флоры Урала» большой интерес вызвал вопрос о закономерностях размещения высокогорных видов по Уральскому хребту. Из 215 видов всего лишь 35 имеют широкое распространение, ареалы остальных видов связаны преимущественно с определенными частями Урала: либо с Приполярным и Северным Уралом, либо (реже) с Южным. Распространение данных видов ограничивается рубежами, у которых происходят изменения типов поясности (последние в свою очередь зависят от зональных границ растительности примыкающих к Уралу пространств).

Оба доклада вызвали много вопросов, касающихся современного флористического состава, истории формирования высокогорных флор и возможности сравнения поясов горных хребтов Кавказа и Урала. А. И. Толмачев отметил, что эндемизм высокогорных

поясов Кавказа не может быть сравним с таковым Урала; на Кавказе на субнивальных высотах мы видим следы рано начавшей складываться флоры (вначале плейстоцена)— ее автохтонное ядро; на Урале же нельзя и говорить об эндемичном ядре флоры, так как единичные эндемики здесь являются продуктом изменения аллохтонных видов, а преобладают в условиях Урала широко распространенные аркто-альпийские элементы.

Участники Совещания приветствовали окончание многотомной «Флоры Киргизской ССР» (I—XI, 1935—1965) и с большим интересом выслушали сообщение **Е. В. Никитиной** (г. Фрунзе) об организации и ходе работы по ее изданию, а также о предварительных итогах изучения флоры Республики. Во «Флоре Киргизской ССР» учтено 115 семейств с 848 родами и 3576 видами. Докладчик сообщил данные о числе видов отдельных семейств и родов в Киргизии; установлено около 125 эндемичных видов, обитающих только здесь. Перед ботаниками стоит задача анализа флоры Киргизии и уточнения ее видового состава. Намечено издать определители растений на русском и киргизском языках.

Несколько докладов было посвящено вопросам экологии, биологии и биохимии высокогорных растений. В докладе **В. А. Белинского** (Москва) «Ультрафиолетовая радиация в условиях высокогорья» была подчеркнута важность изучения влияния УФР не только на человека, но и на растительный покров. Кафедра метеорологии Московского университета в течение ряда лет проводит экспедиционные исследования УФР в разных пунктах СССР, в том числе в высокогорьях Памира, Кавказа и Тянь-Шаня. Используя расчетную радиационную модель, созданную на кафедре, актинометрическую информацию и данные о широте и высоте того или иного пункта над уровнем моря, можно легко установить суточный и годовой ход различных видов радиации. Белинский призывает ботаников изучать влияние УФР на высокогорные растения в различных пунктах страны.

Доклад вызвал много вопросов и оживленное обсуждение. **С. В. Шищенко** (Москва) сообщил, что в Институте физиологии растений АН СССР изучают влияние УФР на растения; опыты проводятся на горе Арагац, на выс. 3200 м над ур. м. и в других пунктах. Исследование действия УФР на высокогорные растения важно для понимания их приспособлений к условиям среды. **Е. К. Кардо-Сысоева** (г. Хорог на Памире) отметила, что растения под действием УФР изменяют анатомическую структуру. Можно наблюдать, как происходит кутинизационное перерождение в поверхностных клетках листа, играющее защитную роль благодаря высокому коэффициенту поглощения кутином коротковолновой радиации.

Совещание уделило большое внимание проблеме освоения природного растительного покрова высокогорий и его рационального хозяйственного использования.

В работах по улучшению пастбищ, которые проводятся в Киргизской республике, значительное участие принимает Институт биологии АН Киргизской ССР.

Состояние стационарных геоботанических исследований основных растительных формаций республики осветил в своем докладе **Р. Н. Попов** (г. Фрунзе) «Пути улучшения и преобразования пастбищ и сенокосов Киргизии». За прошедшие 15 лет стационары функционировали в ур. Сусамыр, на Джеты-Огузских сыртах, на Ферганском, Таласском и Киргизском хребтах. На некоторых стационарах сеяные сенокосы в 4—5 раз продуктивнее естественных угодий. Опыты показали, что поверхностное улучшение луговых пастбищ (поливы, внесение удобрений, обработка гербицидами) повышает урожайность на 200% по сравнению с контролем, на степных пастбищах увеличение урожая составляет 100—150%. Положительный эффект дает борьба с сорной растительностью и кустарниками, орошение полынной пустыни и другие мероприятия. В докладе **Л. П. Лебедевой** и **В. С. Шарашовой** (г. Фрунзе) «К вопросу о влиянии экзогенных факторов на структуру травостоев некоторых травянистых сообществ Тянь-Шаня» были сообщены результаты многолетних опытов по внесению удобрений и изучению их влияния на отдельные виды и структуру сообществ. Установлено, что поверхностное внесение смеси минеральных и гуминовых удобрений в сообществах альпийского пояса (3600 м над ур. м) привело к резкой смене ряда ассоциаций и повысило продуктивность травостоев.

Некоторые итоги работы по коренному преобразованию высокогорных пастбищ Центрального Тянь-Шаня были освещены в докладе **Н. А. Асориной**. Она указала, что на малоурожайных пустынных и степных пастбищах после коренного улучшения урожай повышается в несколько раз. Перспективны злаки: волоснецы сибирский и даурский, костер безостый и пырей бескорневищный.

Большой интерес вызвал доклад **Н. Н. Захарьева** (г. Фрунзе), осветившего вопрос об интенсивном использовании люцерно-злаковых травосмесей. Докладчик сообщил, что при обычной сушке на солнце в течение двух дней разрушается около 90% каротина, а потому в настоящее время предложена термическая сушка трав в особых агрегатах. После сушки изготовляется травяная мука, обладающая повышенным содержанием каротина. Рекомендации по производству данной муки уже используются в 16 хозяйствах Киргизии.

На заключительном заседании председатель комиссии ВБО по изучению высокогорий **А. И. Толмачев** подвел итоги работы ботанико-высокогорников за последние 4 года — время, прошедшее после Второго совещания. Он отметил завершение издания «Флоры Киргизской ССР». Большие успехи достигнуты в исследовании высокогорных флор Восточной Сибири. Восточные Саяны и Верхоянский хребет, ранее неисследованные, перешли в число наиболее изученных районов. Продолжаются плодотворные работы по изучению Флоры высокогорий Кавказа, Карпат и Урала. Успешно проводятся во многих высокогорных районах геоботанические работы. Близки к завершению исследования на сыртах Тянь-Шаня и на Памире. Продолжается изучение верхнего предела леса в горах. Большой интерес представляют опыты лесных опытных станций по созданию и восстановлению древесных насаждений в горах Киргизии. Важная работа была проведена по улучшению высокогорных пастбищ в Киргизской ССР, на Кавказе и на Карпатах. Особое значение приобретают вопросы, возникающие при сознательном вмешательстве человека в динамику растительного покрова. Продолжают укрепляться связи экспериментальных работ с описательными, связи ботаников с представителями смежных наук.

Положительно оценен опыт сочетания совещаний и ознакомления с практической деятельностью стационаров. Была высказана уверенность в том, что организуемые для



Рис. 1. Могила Н. М. Пржевальского у берега оз. Иссык-Куль около г. Пржевальска. (Фот. А. И. Толмачева).

участников совещания ботанико-географические экскурсии по высокогорным районам Центрального Тянь-Шаня обогатят их знаниями о флоре и растительности одного из важнейших высокогорных районов Советского Союза.

Совещание признало необходимым опубликовать в развернутой форме все представленные ему материалы и избрало редакционную коллегию. С благодарностью принято приглашение Президиума АН Таджикской ССР провести очередное совещание по флоре и растительности высокогорий в г. Душанбе.

Во время пребывания в г. Фрунзе участники Совещания ознакомились с рядом лабораторий Биологического института АН Киргизии, в том числе с Гербарием (заведующая проф. Е. В. Никитина) и Ботаническим Садом АН Киргизской ССР (директор Э. Э. Кареев). В Саду особенное внимание посетителей привлекли замечательные по размерам и красоте гладиолусы, культурой которых занимается Л. С. Кривошеева.

16 июля была проведена непродолжительная экскурсия на стационар Института биологии АН Киргизской ССР, расположенный в предгорьях хр. Киргизского, близ пос. Соколовка, в ущелье Талды-Булак. И. Г. Коряева ознакомила экскурсантов с опытами по террасированию склонов и подсеву на них ценных кормовых трав. Создание террас увеличивает влажность в верхнем горизонте почвы на 4—8% по сравнению с контролем и содействует повышению урожайности пастбища. В Яблоневом ущелье, недалеко от пос. Соколовка были осмотрены заповедные заросли кустарников (*Afla-*

tunia ulmifolia [Franch]. Vass. и др.), и лиственного мелколесья (*Acer semenovii* Rgl. et Herd. и др.).

С 17 по 26 июля состоялась основная тянь-шаньская экскурсия, целью которой было ознакомление с различными типами растительности высокогорий Центрального Тянь-Шаня.

В поездке приняло участие 85 человек, это были главным образом ботаники из различных городов Советского Союза (Тбилиси, Ленинград, Москва, Фрунзе, Душанбе, Киев, Львов, Ужгород, Ереван, Баку, Свердловск, Новосибирск, Владивосток, Ялта, Орджоникидзе, Тарту, Ашхабад). Основной маршрут экскурсии имел протяжение около 2000 км, наибольшая высота перевала в пути составляла около 4000 м над ур. м.



Рис. 2. Памятник Н. М. Пржевальскому. (Фот. А. И. Толмачева).

Утром 17 июля экскурсанты выехали на машинах из г. Фрунзе по направлению к г. Пржевальску и проследовали через г. Токмак, Боамское ущелье р. Чу и Рыбачье. На северном берегу оз. Иссык-Куль недалеко от с. Долинка был осмотрен один из участков каменистой пустыни Иссык-Кульской котловины (высота около 1800 м над ур. м.).

Первая остановка была сделана в пионерском лагере АН Киргизии у берега озера. На следующий день машины проследовали до восточной оконечности озера, с небольшими остановками для осмотра растительности предгорий хр. Кунгей-Алатау. У подножья склона около с. Чолпан-Ата экскурсанты осмотрели формацию караганников (*Caragana aurantiaca* Koehne), среди которых встречалась *Cerasus tianschanica* Pojark. На скалистом склоне среди камней была встречена весьма интересная тянь-шаньская льнянка с лиловыми цветками — *Linaria transiliensis* Kuprian. и другие виды.

Не доезжая 12 км до г. Пржевальска, машины свернули с основной трассы к берегу озера и остановились около небольшого парка, окружающего могилу Н. М. Пржевальского. Влившись в общий поток туристов и школьников, участники Совещания прошли к могиле и памятнику Н. М. Пржевальского (рис. 1 и 2), расположенным на берегу озера, а затем осмотрели мемориальный музей. По приезде в город многие экскурсанты посетили краеведческий музей, основанный в 1948 г. в связи с 60-летием со дня смерти Н. М. Пржевальского.

19 июля была совершена поездка в Теплоключенское опытное лесничество, расположенное на северном склоне хр. Терскей-Алатау. Н. Я. Ган рассказал экскурсантам о лесокультурных работах в лесничестве. Затем они ознакомились с многочисленными интродуцированными видами деревьев и кустарников. Приезжие ботаники, особенно лесоводы, дали весьма положительную оценку опытам по массовому выращиванию тянь-шанской ели *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. Часть экскурсантов поднялась до верхней границы леса. По дороге мы наблюдали заросли разнообразных кустарников и хорошо развитое высокотравье.

20 июля участники короткодневной экскурсии отправились в обратный путь к г. Фрунзе вдоль южного берега Иссык-Куля.

21 июля участники продолжительной экскурсии (65 человек) под руководством Л. И. Поповой выехали на сырты в бассейн р. Сарыджаса. По пути к перевалу через



Рис. 3. Еловые леса (*Picea schrenkiana*) у р. Тургень-Аксу. (Фот. А. И. Толмачева).

Терскей-Алатау проехали по живописной долине Тургень-Аксу, в средней части покрытой еловыми лесами (рис. 3). В некоторых участках леса́ были довольно густыми и спускались со склонов к руслу реки, образуя в горной долине ряды красивых темно-зеленых полуколец.

Формация стланиковых арчевников (*Juniperus pseudosabina* Fisch. et Mey. и другие виды) сменила лес на верхнем пределе его распространения. В верхней части горной долины дорога круто поднималась по субальпийскому и альпийскому поясу к перевалу Чон-Ашу (расположенному на высоте более 3800 м над ур. м.), изобилующему снежниками, темными обнажениями отвесных скал и огромными осыпями. Растения находят здесь приют лишь по трещинам скал. Немного ниже перевала были собраны *Potentilla biflora* Willd. и *Dryadanthe tetrandra* (Bge.) Juz.; их светло-зеленые подушки были заметны издали. С перевала открылся вид на хребты Куйлю и Сарыджас и на всю ближайшую долину Оттук (рис. 4). Но особое внимание экскурсантов привлекала видневшаяся вдали вершина г. Хан-Тенгри. Спуск с перевала проходил по долине реки Оттук (правый приток Сарыджаса). В пути по хребту Терскей-Алатау и во время небольших остановок в долинах можно было наблюдать субнивальный, альпийский, субальпийский и лесной пояса. Во время остановки на высоте около 3600 м над ур. м. экскурсанты более подробно познакомились с растительностью альпийского пояса. Склоны были покрыты пятнами альпийских лужаек. Здесь были собраны следующие виды: *Callianthemum alatavicum* Freyn, *Oxygraphis glacialis* (Fisch.)



Рис. 5. *Leontopodium ochroleucum.* Луговостепной участок у р. Куйлю (бассейн р. Сарыджаса). (Фот. А. И. Толмачева).



Рис. 4. У перевала Оттук (хр. Терскей-Алатау). Вдали едва видна снежная вершина Хан-Тенгри. (Фот. А. И. Толмачева).

Bge., *Chrysosplenium nudicaule* Bge., *Ranunculus gelidus* Kar. et Kir., *Thalictrum alpinum* L., *Hegemone lilacina* Bge., *Chorispora bungeana* Fisch. et Mey., *Draba oreades* Schrenk, *Eutrema edwardsii* R. Br., *Taphrospermum altaicum* C. A. Mey., *Primula turkestanica* (Rgl.) E. A. White, *P. algida* Adams, *Papaver croceum* Ledeb., *Saxifraga hirculus* L., *Eritrichium turkestanicum* Franch., *Oxytropis platysema* Schrenk, *Leontopodium ochroleucum* Beauv.

Немного ниже, на высоте около 3500 м над ур. м., альпийские луга выглядели более красочными благодаря присутствию *Erigeron aurantiacus* Rgl., *Viola altaica* Ker.-Gawl., *Gentiana algida* Pall., *Papaver croceum* Ledeb., *Pedicularis rhinanthoides* Schrenk, *Allium semenovii* Rgl.



Рис. 6. Долина р. Куйлю. Вид со склона близ правого берега. Верхушки елей. (Фот. А. И. Толмачева).

Ряд участников экскурсии отметил широкое распространение по маршруту таких высокогорных растений, как *Papaver croceum*, *Leontopodium ochroleucum* (рис. 5), *Erigeron aurantiacus*, *Pedicularis rhinanthoides* и ряда других видов. Это подтверждает представление о тесных флористических связях между различными высотными поясами Центрального Тянь-Шаня.

По р. Оттук машины проследовали до бурной реки Сарыджас и по ее глубокому ущелью до р. Куйлю (правый приток р. Сарыджаса), а затем вверх по долине реки до метеостанции, служившей в течение двух дней нашей базой. Остановка в долине Куйлю благоприятствовала ознакомлению с лесами у верхнего предела их распространения, с горными степями и лугами (рис. 6 и 7). Выше лагеря по склону тянется весьма своеобразный толокнянковый ельник с *Arctous alpina* (L.) Nied.

Нижнюю и верхнюю границы леса составляет узкая полоса ивняков (преобладают *Salix schugnanica* Goerz и *S. alatavica* Kar. et Kir.) и большие участки труднопроходимой колючей заросли караганы гривистой *Caragana jubata* (Pall.) Poir., до 2 м высоты. Местами лес в горной долине непосредственно граничит с красочными типчаково-разнотравными степями, и тогда каменистые слабо задернованные склоны террас по-

крыты группировками с *Festuca sulcata* Hack., *Saussurea leucophylla* Schrenk, *Leontopodium ochroleucum* Beauv., *Erigeron aurantiacus* Rgl., *Androsace sericea* Ovcz., *Bupleurum densiflorum* Rupr., *Heteropappus canescens* (Nees) Novopokr., *Papaver croceum* Ledeb. Недалеко от лагеря на конусах выноса произрастают заросли сабельника *Comarum salesovianum* (Steph.) Aschers. et Graebn., с красивыми бело-розовыми цветками и листьями, темно-зелеными сверху и бело-войлочными снизу. В 5 км ниже по реке Л. И. Попова указала на местонахождение эндемичного растения *Saussurea involucrata* Kar. et Kir. ex Maxim. По крутым обломочным осыпям известняка в еловом лесу встречены эти очень оригинальные растения; их соцветия, прикрытые светлыми



Рис. 7. Горы у р. Куйлю. (Фот. А. И. Толмачева).

прицветными листьями, напоминали кочан капусты, цветки обладают сильным приятным запахом.

На влажных местообитаниях распространена сочная растительность сазов, отличающаяся яркостью аспектов; преобладали ярко-розовые заросли из *Pedicularis rhinanthoides* Schrenk и менее значительные синие пятна, образованные *Gentiana falcata* Turcz.

22 июля большая группа выезжала от метеостанции Куйлю (вниз по течению) по сильно скалистому берегу р. Сарыджас до устья р. Иныльчек. Нетрудно было заметить, что при продвижении на юг в ландшафте происходят изменения, начинает сказываться влияние сухого и жаркого климата пустыни Такла-Макан, усиливается каменистость, растительность становится более разреженной, ярко-зеленые краски почти исчезают. Не доезжая 3 км до устья р. Иныльчек на каменистом юго-западном склоне р. Сарыджас, мы сделали небольшую остановку. Скалистый склон долины реки покрыт изреженной зарослью эндемичного кизильника *Cotoneaster roborovskii* Pojark., здесь встречалась *Adenophora himalayana* Feer ., на более пологой части террасы всюду виднелись желто-зеленые соцветия *Patrinia intermedia* (Hornem.) Roem. et Schult. и заросли *Leontopodium ochroleucum*.

В устье р. Иныльчек ландшафт носит совсем пустынный характер. При осмотре надпойменной террасы экскурсанты познакомились с узкоэндемичным видом *Artemisia saposhnikovii* Krasch. ex Poljak., приуроченным к песчаному субстрату. Здесь же были собраны *Timouria saposhnikovii* Roshev., *Arnebia tibetana* Kurz, *Orostachys thyrsiflora* Fisch., *Berberis kaschgarica* Rupr.

По обрывам к руслу реки тянулись заросли облепихи *Hippophaë rhamnoides* L. По крутому каменистому склону долины изредка встречаются *Asterothamnus schischkinii* Tamamsch., *Ephedra intermedia* Schrenk и ряд других растений.

23 июля экскурсанты с р. Куйлю вернулись в г. Пржевальск. На следующий день мы выехали из города на запад по дороге вдоль южного берега Иссык-Куля, большинство экскурсантов вернулось по ней в г. Фрунзе. Меньшая часть (16 человек) второй раз пересекла хр. Терскей-Алатау поднявшись в горы по ущелью р. Барскаун (рис. 8) через перевал Барскаун (выс. около 4000 м над ур. м.) на Арабельские сырты.

Утром 25 июля участники экскурсии осматривали Арабельские сырты. По долине р. Арабель-Су сырты изобилуют моренными озерками, соединяющимися между собой многочисленными протоками. По берегам Арабель-Су и протокам встречается растительность сазов с преобладанием *Pyrethrum karelinii* Krasch., *Pedicularis cheilanthifolia* Schrenk, *P. rhinanthoides*, *Gentiana gelida* и др. По склонам произрастают альпийские виды *Dryadanthe tetrandra* (Bge.) Juz., *Draba oreades* Schrenk, *Saxifraga hirculus* L., *Aconitum rotundifolium* Kar. et Kir., *Gentiana kaufmanniana* Rgl. et Schmalh.



Рис. 8. Ельник и арчевники на склоне в долине р. Барскаун (северные склоны Терскей-Алатау). (Фот. А. И. Толмачева).

На выровненной поверхности древних морен господствует своеобразный тип растительности — подушечники, образованные *Dryadanthe tetrandra* (рис. 9) и единичными экземплярами *Saxifraga oppositifolia* L. Между подушками более половины площади свободна от цветковых растений; эта площадь покрыта щебнем и почвой с лишайниками. Здесь встречались интересные низкорослые (около 2—3 см) растения: *Calamagrostis anthoxanthoides* (Munro) Rgl., *C. tianschanica* Rupr., *Festuca coelestis* (St.-Yves) V. Krecz. et Bobr., *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *Colpodium leucolepis* Nevski, *Poa alpina* L., *Cobresia capilliformis* Ivanova, *Carex oxyleuca* V. Krecz., *Pachypleurum gayoides* (Rgl. et Schmalh.) Schischk., *Oxytropis immersa* (Baker) Bge., *Androsace ovczinnikovii* Schischk. et Bobr., *Draba altaica* (C. A. Mey.) Bge., *Leontopodium ochroleucum* Beauv., *Gentiana algida* Pall., *Thalictrum alpinum* L., *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl. На окружающих невысоких скалах к этим видам прибавились *Smelovskia aspleniifolia* Turcz., *Oxytropis chionobia* Bge., *Saxifraga sibirica* L., *Potentilla pamiroalaica* Juz. и др.

На обратном пути была сделана остановка в долине р. Барскаун, в еловом лесу. Хорошая солнечная погода дала возможность запечатлеть на пленках живописный

лес, окружающие скалы, осыпи склонов и собрать гербарий. Затем экскурсанты спустились к оз. Иссык-Куль. К 26 июля участники всех маршрутов основной экскурсии возвратились в г. Фрунзе.

Ряд ботаников совершил дополнительные поездки в высокогорные районы Тянь-Шаня, присоединившись к отрядам Института биологии АН Киргизской ССР. Так, И. А. Грудзинская в период с 5 по 13 июля провела наблюдения и собрала гербарии в долине рр. Кочкорка и Джум-Гал и на оз. Сонкуль. В. И. Грубов и Л. И. Иванина (с 4 по 11 августа) и Э. Т. Кукк (с 4 по 30 августа) были включены в аксайский геоботанический отряд, руководимый Л. И. Поповой. Работы отряда проходили на сыртах на высоте 3300—4000 м над ур. м. в районах котловины оз. Чатыр-Куль, хр. Торугарт, бассейна р. Аксай и в долинах рр. Теректы и Кепсу. Здесь изучались: степи птилагро-



Рис. 9. Арабельские сырты. Высокогорная пустыня с *Dryadanthe tetrandra* (Фот. А. И. Толмачева).

стисовые (*Ptilagrostis subsessiliflora* [Rupr.] Roshev. или *P. purpurea* [Griseb.] Roshev.) и беломятликовые (*Leucopoa olgae* [Rgl.] V. Krecz. et Bobr.); тип подушечников, представленный сообществом *Acantholimon tianschanicum* Czerniak.; сазы, преобладающие вблизи оз. Чатыркуль; альпийские луга, покрывающие склоны хребтов Кок-шаал-Тау и Торугарта.

Памирский отряд ботаников при возвращении с Совещания собирал растения по дороге от Фрунзе на Ош по новой трассе: перевал Тюя-Ашу — Сусамырская долина — перевал Алабель — долина Чичкан — р. Нарын — г. Джалал-Абад.

В заключение необходимо отметить, что многочисленные участники Совещания отметили как успех самого Совещания, так и плодотворность проведенных после него экскурсий по Центральному Тянь-Шаню. Успешное проведение Совещания и экскурсий стало возможным прежде всего благодаря активности ботаников-высокогорников, принявших приглашение Всесоюзного ботанического общества.

Энергичная поддержка руководящих организаций Киргизской ССР и особенно Президиума Академии наук Киргизской ССР во главе с президентом К. К. Каракеевым и вице-президентом Н. И. Захарьевым в очень большой степени способствовали успеху Совещания. В организации Совещания и экскурсий большую роль сыграл дружный коллектив ботаников Киргизии, руководимый проф. И. В. Выходцевым и Л. И. Поповой.

Участники Совещания и Всесоюзное ботаническое общество выражают всем этим лицам глубокую благодарность.

Л. И. Иванина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 XII 1965).

УДК 006.3 : 581.9 : 581.524.44 : 93/99 (985)

ОБСУЖДЕНИЕ ПЕРСПЕКТИВ РАЗРАБОТКИ ОСНОВНЫХ ПРОБЛЕМ ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРА СССР (АРКТИКА, ТАЕЖНАЯ ЗОНА, ГОЛЬЦЫ)

B. A. YURTSEV. A DISCUSSION ON THE PROSPECTS OF ELABORATION OF THE MAIN PROBLEMS OF HISTORY OF THE FLORA AND VEGETATION OF THE NORTHERN REGIONS OF THE U. S. S. R. (THE ARCTIC ZONE, THE TAIGA ZONE, THE MOUNTAIN TUNDRA REGIONS)

Как уже сообщалось (см. Бот. журн., 1965, № 4), Комиссия ВБО по истории флоры и растительности решила провести обсуждение перспектив разработки основных проблем истории флоры и растительности. На заседании 10 февраля 1965 г.[1] обсуждались эти проблемы для аридных и субаридных районов (см. Бот. журн., 1965, № 9); заседание, состоявшееся 19 мая того же года в Ленинграде, было посвящено **вопросам изучения истории флоры и растительности северных районов** СССР (Арктика, таежная зона, гольцы). С докладом выступил А. И. Толмачев. Ниже подробно излагаются основные разделы доклада. В квадратных скобках дается расшифровка некоторых положений, лишь конспективно намеченных в докладе, и приводится ряд дополнительных соображений автора хроники.

Важность и интерес изучения истории растительного покрова северных районов СССР определяется не только тем, что на эти районы приходится более половины территории страны; существенно и то, что здесь за относительно короткий отрезок геологического времени произошли коренные преобразования растительности и флоры. История арктических флористических комплексов, по-видимому, укладывается в рамки антропогена, зональных таежных комплексов — в пределы антропогена, плиоцена и, возможно, конца миоцена; высокогорные гольцовые комплексы в своей основе сложились за период неотектоники (неоген — четвертичное время). Поэтому именно на «северном материале» удобнее всего изучать закономерности формирования новых флористических [и флороценотических] комплексов из элементов более древних комплексов.

В число основных вопросов истории флоры и растительности Севера входят и нижеследующие: 1) происхождение и развитие тундрового ландшафта и арктической флоры; 2) происхождение и развитие зонального таежного комплекса флоры и растительности; 3) развитие высокогорных флор современного типа, в частности гольцового варианта их; 4) динамика зональных рубежей, взаимоотношения между отдельными растительными зонами; 5) эволюция флоры и растительности под влиянием деятельности человека в специфических условиях Севера. Как подчеркнул А. И. Толмачев, в рамках одного доклада невозможно отразить все основные вопросы изучения флоры и растительности Севера. [В частности, в докладе не была затронута проблема четвертичного оледенения и его влияния на развитие растительности и флоры северных территорий].

Познание неогеновой истории северных флор в значительной степени тормозится недостаточностью **палеоботанической** базы. Особенно это касается **Арктики** (перерыв в «геологической летописи» между палеогеновыми «арктотретичными» неморальными комплексами и четвертичными арктическими). Палеоботаникам предстоит выяснить, как происходило «оскудение» арктотретичных лесных флор на северных равнинах, где, когда и как произошло первичное обезлесение Арктики. Для этого необходимы целеустремленные, направленные поиски неогеновых флор — в первую очередь в неоледеневавших или слабо оледеневавших высокоширотных районах Восточной Сибири [и Северной Америки], где позднетретичные осадки не могли быть уничтожены оледенением; остатки плиоценовых флор могут сохраняться в ложах древних долин. Тщательного монографического изучения заслуживают также южнее расположенные, уже известные местонахождения неогеновых флор [низовья Омолоя и Лены; Верхне-Нерская и другие межгорные впадины в пределах нагорья Черского; побережья заливов Корфа и Шелихова, северная Камчатка;(?) Курейка]. Не следует бояться «прихвата» четвертичного материала, но во избежание смешения разновозрастных отложений необходимо с особой тщательностью проводить послойный сбор остатков.

Важной задачей является накопление палеоботанических данных по антропогену; здесь также нужны новые, целеустремленные сборы с четкой стратиграфической документацией каждого разреза; особое значение приобретают районы, где сухопутные «флороносные» осадки переслаиваются морскими (Чукотский полуостров и более южные побережья Берингова моря; Курейка). [Для датировки позднечетвертичных отложений в последнее время с успехом применяется радиоуглеродный метод]. Большой интерес представляет также палинологический анализ проб грунтов со дна морей (Берингова, Охотского и других). Много ценного может дать дальнейшее развитие работ по изучению четвертичных отложений бассейна Колымы, Чукотки [а также бассейнов Лены, Вилюя, Омолоя, Яны, Индигирки, межгорных впадин Верхояно-Колымской горной страны]. Особого внимания палеоботаников-четвертичников заслуживает

[1] В хроникальной заметке об этом заседании (см. Бот. журн., 1965, № 9) ошибочно напечатано: 1964 г.

«Ляховский» горизонт с включением остатков *Alnaster*, крупного ивняка, «подушек трав» [равно как и частые находки древесных стволов в позднечетвертичных (?) отложениях горных долин и северных побережий Чукотки].

Для таежной зоны главная задача — палеоботаническое освещение хода деградации флор арктотретичного типа и распространения таежных комплексов; максимального внимания заслуживают позднемиоценовые и плиоценовые отложения; очень важно доводить определение образцов ископаемых растений до вида.

При всей важности палеоботанических исследований многие вопросы истории флоры приходится в основном решать путем флорогенетического анализа и углубленного исследования генезиса тех или иных компонентов флоры. Последнее невозможно без монографического исследования отдельных групп растений.

Для понимания происхождения таежных комплексов особое значение должно иметь монографическое изучение небольших (олиготипных или монотипных) родов, объединяющих характерных спутников темнохвойной тайги. Трудной, но важной задачей является установление генетических связей этих систематически резко обособленных групп. В первую очередь можно назвать следующие роды: *Trientalis* (3 вида), *Chamaepericlymenum* (2 вида; связи с другими группами *Cornus* s. l.), *Linnaea* (связи с *Abelia*); *Majanthemum* (3 вида), *Clintonia*, *Calypso*, *Pyrola*, *Moneses*, *Ramischia*, *Monotropa* и все сем. *Pyrolaceae* s. l. в целом. Из родов, стоящих на грани между таежными и неморальными комплексами, заслуживают внимания *Paris*, *Trillium*, *Streptopus*, *Smilacina*, из двудольных — род *Circaea*; из групп с горнотропическими связями — *Listera*, *Neottia*, некоторые *Oxalis*, некоторые *Polypodiaceae*, отдельные группы *Goodyera*, *Vaccinium* и др. Для освещения генезиса флоры таежной зоны большой интерес представило бы монографическое исследование олиготипных родов, по преимуществу связанных с болотными олиготрофными формациями,— таких как *Oxycoccus*, *Chamaedaphne*, *Ledum* [*Andromeda* s. str., подрод *Chamaemorus* рода *Rubus*], род *Eriophorum* [особенно секция *Eriophorum*, объединяющая немногочисленные одноколосковые виды пушиц и представляющая исключительно благодарный объект для монографического комплексного ее изучения с точки зрения систематики, биологии, экологии и фитоценологии]. Переисследования заслуживает также олиготипный род *Empetrum* и сем. *Empetraceae* в целом.

Для понимания генезиса арктической флоры «ключевое» значение имеет изучение некоторых крупных голарктических родов, богато представленных также и в высокогорных флорах умеренного пояса (вплоть до субтропиков),— таких как *Saxifraga*, *Draba*, *Pedicularis*. Первоочередной, легче выполнимой задачей является монографическое исследование некоторых более узких циклов форм, относящихся к родам *Ranunculus* (группы *R. pygmaeus* Wahl.— *R. sabinii* R. Br., *R. nivalis* L.— *R. sulphureus* Soland.— *R. altaicus* Laxm.), *Saxifraga* (группы *S. nivalis* L.— *S. tenuis* [Wahl.] H. Sm., *S. sachalinensis* Fr. Schmidt — *S. hieracifolia* Waldst. et Kit., *S. punctata* L. s. l., *S. cernua* L.— *S. exilis* Steph.— *S. sibirica* L., *S. rivularis* L. s. l., *S. flagellaris* Willd. s. l., *S. hirculus* L. s. l., *S. stellaris* L. s. l.— *S. foliolosa* R. Br. и др.), *Draba* (ряды *Alpinae*, *Oblongatae*, *Pilosae*, *Lacteae*, *Nivales*, *Cinereae*), *Pedicularis* (секция *Sceptra* и др.), *Cardamine* (северные виды секции *Cardaminella*), *Papaver* (азиатские формы секции *Scapiflora*). Детальное изучение морфолого-географической дифференциации этих небольших групп желательно сочетать с кариологическим анализом всех видов группы; специального исследования заслуживают не только числа хромосом, но и их морфология.

Для выяснения генезиса гольцовых флористических комплексов особый интерес представляет монографическое изучение ряда монотипных и олиготипных родов прежде всего из вересковых (*Cassiope*, *Harrimanella*, *Arcterica*, *Phyllodoce*, *Bryanthus*, *Loiseleuria*, подроды *Osmothamnus* и *Therorhodium* рода *Rhododendron*, род *Arctous* и др.), из трибы *Geae* сем. *Rosaceae* (*Sieversia*, *Novosieversia*, *Acomastylis*, *Dryas*), [из сем. *Campanulaceae* (*Popoviocodonia*, *Astrocodon*, ряд групп рода *Campanula*)], исследование ряда секций карликовых ив [*Herbaceae* s. l., *Myrsinites*, *Arctcace*, *Reticulatae*].

Для выявления связей флоры Арктики и северных гольцовых флор со степными районами и континентальными нагорьями Азии наиболее перспективно изучение ряда групп из родов *Astragalus*, *Oxytropis*, *Artemisia* (см. работы И. М. Крашенинникова), *Papaver* (секция *Scapiflora*, см. выше), *Parrya* и близких к нему маленьких родов крестоцветных [в том числе *Ermania* и *Gorodkovia*], *Koenigia*, *Oxyria* [а также ряда групп *Potentilla* (родства *P. nivea* L., *P. multifida* L., *P. gelida* C. A. Mey. и др.), *Carex* (из секций *Orphinascus*, *Olotrema*, *Lamprochlaena*; из подрода *Primocarex*; из цикла *C. rigida* Boott s. l.), *Poa* (секция *Stenopoa*), *Festuca* (цикл *F. ovina* L. s. ampl.), *Pulsatilla*, *Myosotis*, *Eritrichium*, *Arenaria*, *Silene*, *Kobresia*, *Lloydia*, *Braja*, *Torularia*, *Thlaspi*, *Eutrema*, *Pachypleurum*, *Crepis* и др.]. Обработка этих групп необходима и для решения многих вопросов палеогеографии Ангарского материка. По-видимому, в прошлом, когда климат Сибири был более теплым, а климат Центральной Азии — менее аридным, единство флоры Ангариды было выражено более четко, нежели в современную геологическую эпоху. [В не меньшей степени назрела потребность в широком, развернутом сравнении северных (арктических, таежно-бореальных, высокогорных, степных и т. д.) флор Азии и Северной Америки, развивавшихся в значительной степени параллельно, а во многие периоды и с непосредственным контактом в области Берингии. Для решения этой задачи необходимо усилить

обмен научной информацией и гербарным материалом между исследователями флор Сибири и Северной Америки].

[Монографическая обработка перечисленных и многих других систематических групп в высшей степени облегчила бы генетический анализ флор отдельных естественных районов Севера СССР, без которого невозможна реконструкция истории растительного покрова. Так, решение дискуссионного вопроса о происхождении темнохвойнотаежной растительности сейчас затруднено в связи с отсутствием специальных ботанико-географических монографий, посвященных темнохвойным лесам таких горных районов, как Карпаты, Фенноскандия, Кавказ, Урал, горы южной Сибири, Средней Азии, приохотские районы, горы Восточной Азии и т. д. Эти монографии должны включать, помимо подробного описания основных сообществ и условий их произрастания, флорогенетический и эколого-географический анализ флористического состава этих лесов (на фоне общего анализа флоры), а также анализ их синузиального сложения. В них должны быть учтены и палеоботанические данные по той же территории].

Монографическое изучение отдельных систематических групп, как и флорогенетический анализ, должны опираться на точное картирование ареалов, значение которого выходит далеко за рамки простого иллюстрирования выводов автора или их документации. Одни и те же карты ареалов могут быть использованы в самых различных целях разными авторами. Только на основании очень детальных карт распространения видов можно выявить настоящие дизъюнкции и развенчать мнимые, обнаружить прерывистость ареалов, кажущихся целостными. Накопление ареалографического материала — источник постановки множества вопросов истории флоры. Так, требуют объяснения разрывы в распространении очень многих северных растений (отнюдь не только горных!), приходящиеся на равнины Западной Сибири или Северо-Восточную Европу (между Енисеем и Уралом и Уралом и Фенноскандией). Подтверждения (или же объяснения) требует отсутствие таких видов, как *Eriophorum vaginatum* или *Rumex acetosa*, на значительном пространстве в Средней Сибири, и т. д. Проблемой, тесно связанной с предыдущей, является существование изолированных «очагов сосредоточения» дизъюнктивно распространенных видов. Наконец, статика ареалов во многих случаях отражает их динамику, связанную с историей расселения видов. Так, изучение распространения ряда сибирских видов на Северо-Востоке Европы показало, что их расселение к западу происходило либо после того, как они «закрепились» на Урале, распространившись вдоль оси хребта (тип *Androsace bungeana*), либо же в обход Урала — по северным равнинам (тип *Potentilla stipularis*, *Delphinium cheilanthum*, *Cerastium maximum* и др.).

Самостоятельные темы представляют изучение новейшего расселения растений, связанного с интенсивным освоением Севера, и изучение роли рек для расселения растений в условиях Севера [наибольшие результаты могут дать лодочные маршруты; интересно сравнить роль больших рек, текущих, как правило, с юга на север, с таковою же менее крупных рек, текущих в разных направлениях, берущих начало в горах или на равнине, и т. д.].

Большое значение для теории флорогенеза может иметь изучение флор «молодых» и древних вулканов и вулканических нагорий — изолированных от крупных и древних высокогорных массивов или тесно к ним примыкающих; благодарный объект для подобных исследований представляют вулканы восточной и центральной Камчатки, Курильских островов и др.

Большое теоретическое значение имеет также изучение роли гибридогенеза в формировании флор отдельных районов Севера. Очень интересно проанализировать ботанико-географическую ситуацию в районах, где соответствующие явления более массовы (Прибайкалье, Фенноскандия, Северный и Полярный Урал и др.). [При изучении гибридогенеза особое значение имеет тщательность и разносторонность рассмотрения каждого случая; желательно, не ограничиваясь подысканием родительских пар на основе чисто морфологических сопоставлений, исследовать процентное содержание абортивной пыльцы, всхожесть семян, аномалии в эмбриогенезе, провести тщательное кариологическое сравнение гибридогенной формы с вероятными родителями, исследовать биологию цветения и опыления последних, попытаться экспериментально получить гибридную форму, и т. д.]. Взаимосвязанную проблему представляет изучение влияния окультуривания ландшафтов на флорогенез, видообразование и гибридогенез. Так, общеизвестна приуроченность вторичных очагов разнообразия некоторых апомиктических циклов (в родах *Hieracium*, *Alchimilla*, *Taraxacum*) к районам, где естественный растительный покров давно преобразован человеком. В новейшее время в связи с массовым вырубанием хвойных в ряде районов Дальнего Востока возникли новые очаги гибридизации (в родах *Corydalis*, *Sasa* и др.).

Крайне интересен вопрос о взаимоотношениях между флорами сопредельных флористических областей, провинций, округов и о динамике растительных зон. Особое значение для палеогеографии, климатологии и многих других дисциплин имеет изучение динамики северной и верхней границ лесов в прошлом и настоящем. Для решения перечисленных вопросов необходимо разностороннее исследование основных ботанико-географических рубежей (в том числе следующих: между Арктической и Бореальной областями на северо-востоке Азии; между Западной и Восточной Сибирью — в разных широтах; между Европой и Азией в Арктике; между «континентальными» и «субокеаническими» флорами на северо-востоке Азии; между Бореальной и Восточно-

азиатской областями и т. д.), с особым вниманием к случаям островного, очагового произрастания представителей того или иного зонального флористического комплекса в пределах соседней зоны. Заслуживают анализа факты совместного произрастания различных таежных растений в тундровой зоне. Очень интересен, для выяснения истории смены в Восточной Сибири темнохвойных лесов светлохвойными, факт изолированного (на значительном удалении от основной части ареала) произрастания в низовьях Хатанги двух спутников темнохвойной тайги — *Oxalis acetosella* и *Goodyera repens*. Если в тундрах Восточной Европы и Западной Сибири особенно бросаются в глаза следы былой экспансии таежных элементов к северу, в Якутии мы встречаемся с типично арктическими видами в лесной зоне, что говорит об иных соотношениях в прошлом, и т. д. Возраст неморальных реликтов в таежной зоне в одних случаях, вероятно, очень невелик, в других может восходить к третичному периоду.

Наконец, интересную проблему представляют взаимоотношения лесов и открытых ландшафтов в пределах таежной зоны, с которой тесно связан и классический вопрос об аркто-степных флористических связях. Необходимо на основе точного картирования ареалов и региональных флористических исследований выявить очаги сосредоточения «степных» видов вне степной и лесостепной зон, выяснить, в какой степени они связаны с определенными ценотическими комплексами и в какой мере их распространение объяснимо современными условиями. Из того, что уже известно, ясно, что речь должна идти о повторных экспансиях «степняков» к северу в наиболее континентальных областях. Соответственно, вопрос о хронологии «ксеротермических периодов» должен решаться дифференцированно для более западных, интенсивно оледеневавших районов и для Восточной Сибири [где степные элементы флоры отчасти могли развиться и автохтонно в пределах континентальных таежных ландшафтов. Расселение степных растений могло также происходить в сухие и холодные климатические фазы].

В заключение докладчик снова подчеркнул, что круг вопросов, стоящих перед исследователями флоры и растительности Севера, значительно шире того, что можно осветить в рамках одного доклада.

Далее А. И. Толмачев ответил на заданные ему вопросы, часть из которых касалась намеченной им программы. Так, на вопрос **Е. Г. Боброва** о целесообразности включения в перечень групп, выдвигаемых для монографического изучения «на современном уровне», также родов *Picea*, *Pinus*, *Larix* и других, докладчик ответил утвердительно; одновременно он подчеркнул важность использования лесоводственного материала, детального изучения экологии, возраста, лесообразующей роли древесных пород. Как отметил докладчик, «все виды наших хвойных стоят того, чтобы посвятить им труд солидного ученого».

На вопрос **В. Н. Сипливинского**, — свидетельствуют ли находки таежных растений (таких, как черника и линнея) в гольцовом поясе о недавних климатических сдвигах, докладчик ответил, что в данном случае нельзя исключать заноса этих растений на гольцы; в горах это облегчается сближенностью разных поясов растительности.

После ответов на вопросы председательствовавший на собрании А. А. Юнатов предоставил слово **Б. А. Юрцеву** для информации о работе по северной проблематике, проделанной Комиссией ВБО по истории флоры и растительности.

В ноябре 1964 г. Комиссией было разослано обращение «Ко всем советским ботаникам, заинтересованным в развитии исследований по истории флоры и растительности» для того, чтобы получить сведения о составе актива ботаников, работающих в этом направлении, и учесть их интересы при планировании работы Комиссии. Из поступивших в Комиссию (к сожалению, недостаточно многочисленных) ответов на обращение видно, что сейчас особенно актуален вопрос о координации ботанико-географических и палеоботанических исследований по истории флоры и растительности. Заслуживает внимания также предложение Р. В. Камелина о проведении специального совещания для обсуждения основных понятий, терминов [и методов] флорогенетики.

По северной проблематике Комиссией начата подготовка двух симпозиумов. Для более западных (в том числе эрратических) районов особенно важным и остродискуссионным является вопрос о плейстоценовом оледенении, его периодизации, реконструкции природных ландшафтов в различные фазы оледенений и межледниковий (включая восстановление зональности). Для решения этих вопросов исследование ископаемых и современных флор имеет первостепенное значение; в не меньшей степени требуется привлечение данных палеонтологии, геологии, гляциологии, палеоклиматологии и всесторонний палеогеографический анализ. За последнее время появилось немало новых данных во всех перечисленных областях, имеющих прямое отношение к «ледниковому вопросу»; требуют тщательного анализа новые данные по бассейну Печоры, Западной Сибири. Очень остро стоит вопрос о трансгрессиях северных морей в плейстоцене и их взаимоотношениях с фазами оледенений и межледниковий. По-видимому, настало время провести широкое обсуждение плейстоценовой истории флоры и растительности эрратической области (в первую очередь, Европы и Западной Сибири) на современном уровне, с привлечением представителей и других «заинтересованных» дисциплин. Такое обсуждение намечено Комиссией на весну 1968 г. с тем, чтобы успеть к этому времени опубликовать в специальном выпуске «Материалов по истории флоры и растительности СССР» серии региональных критических обзоров богатой и уже труднообозримой литературы по данной проблеме. Обзор палеоботанической литературы по Восточной Европе

согласилась написать Е. Н. Ананова, ботанико-географической по той же территории — Г. Э. Гроссет, по Уралу и смежным территориям — П. Л. Горчаковский, по Западной Сибири — Г. В. Крылов, по Средней Европе — известный австрийский ботаник Х. Гамс.

Особого обсуждения на предстоящем симпозиуме заслуживают следующие вопросы: характер ландшафтов перигляциальных и экстрагляциальных районов, степень их «пестротности», лесные (бореальные и более теплолюбивые), аркто-альпийские и арктические, гипоарктические и степные компоненты флоры этих ландшафтов; «убежища» в пределах эрратической области и характер их растительности и флоры; связи горных флор Средней Европы, Крыма, Кавказа с горносибирскими и североевропейскими флорами (имеющие отношение к ледниковой проблеме).

Для более восточных, слабее оледеневавших районов (в первую очередь Восточной Сибири) важно подвести итоги новейших исследований флоры гольцовых массивов, до недавнего времени остававшихся почти не изученными. За последние годы здесь наметились значительные сдвиги; богатые материалы накоплены по Восточному Саяну, нагорьям Забайкалья, Верхояно-Колымской горной стране.

На весну 1969 г. (в Иркутске или Ленинграде) намечено провести симпозиум по истории флоры и растительности высокогорий Сибири. Возможным участникам этого совещания разослана подробная предварительная программа симпозиума, являющаяся в то же время программой изучения гольцовых флор. До созыва симпозиума предполагается напечатать работы по флорам отдельных высокогорий [вышла из печати монография Л. И. Малышева по Восточному Саяну, готовится к печати работа Б. А. Юрцева по флоре Сунтар-Хаята, некоторые статьи войдут в один из выпусков «Материалов по истории флоры и растительности СССР»]. В связи с симпозиумом начата подготовительная работа по составлению атласа ареалов эндемичных высокогорных растений Северной Азии; необходимый «листаж» представляет Восточно-Сибирский биологический институт СО АН СССР; ориентировочный срок сдачи в печать — весна 1967 г. Работа будет проводиться коллективно, с охватом основных коллекций Ленинграда, Москвы и Сибири. [Уже разосланы подробная инструкция и список видов для картирования ареалов, всего свыше 270 названий, отпечатана рабочая бланковая карта с горизонталями, масштаба 1 : 15 000 000. В редколлегию «Атласа» вошли А. И. Толмачев (председатель), П. Г. Горовой, С. В. Гудошников, Л. И. Малышев, Л. И. Сергиевская, Б. А. Юрцев (члены редколлегии), Н. С. Водопьянова и В. Н. Сипливинский (секретари); научные консультанты — Д. П. Воробьев, Т. В. Егорова, Н. Н. Цвелев, А. К. Скворцов, С. Ю. Липшиц, В. Н. Ворошилов. Всего в работе примет участие около 30 человек].

———

В прениях по докладу А. И. Толмачева выступили Н. А. Миняев, Б. А. Юрцев и А. А. Юнатов.

Н. А. Миняев согласен с тезисом Толмачева об исключительной важности для восстановления истории флоры монографического изучения отдельных систематических групп, однако для познания истории ограниченных участков суши первостепенное значение приобретает детальное изучение современного распространения различных элементов флоры на данной конкретной территории. Очень много может дать также спорово-пыльцевой анализ, однако без увязки с ботанико-географическими данными он способен привести к односторонним и даже ошибочным заключениям.

Исторические выводы, сделанные на основе изучения деталей структуры современных ареалов растений, могут быть достаточно достоверными лишь при соблюдении двух условий: 1) точность картирования; 2) согласование с выводами исторической геологии, полученными независимо от ботанико-географических данных. Поэтому ботанико-географ должен быть в курсе новейших геологических исследований на изучаемой им территории и в то же время, хорошо владея собственным материалом, говорить с геологами как равный. Изучив во всех необходимых деталях распространение растений на данной территории и сопоставляя карты ареалов с палеогеографическими картами, составленными геологами, мы можем делать исторические выводы с математической точностью. Это положение Миняев иллюстрирует рядом примеров по европейскому Северо-Западу, опубликованных им в недавно вышедшем сборнике «Ареалы растений флоры СССР» (1965 г.).

Для европейского Северо-Запада «ключевой» является проблема перигляциальной зоны максимальной стадии последнего (Валдайского) оледенения, вне связи с которой невозможно решать вопросы поздне- и послеледниковой истории флоры и растительности этой территории. Важнейшие из них: проблема арктической (дриасовой) флоры, проблема степных и пустынных связей флоры Северо-Запада и, наконец, проблема взаимоотношений на той же территории сибирских и среднеевропейских элементов флоры. Правильному решению проблемы перигляциальной зоны мешает прежде всего широко распространенное ошибочное представление об однородности флоры и растительности в различных участках этой зоны.

Из организационных вопросов особого внимания заслуживает разработка единой методики картирования ареалов, а также разработка и издание серии бланков картографических основ для изображения ареалов. Следует наладить регулярную публикацию карт ареалов растений, восстановив серию «Ареал», а также периодическую публикацию региональных сборников работ по истории флоры и растительности; в этом отношении можно использовать опыт геологов-четвертичников.

Наконец, целесообразно до созыва общего совещания по ледниковой проблеме провести симпозиум по более частному вопросу: «История флоры и растительности северо-запада европейской части СССР в плейстоцене и голоцене».

Б. А. Юрцев, выступая в прениях, подчеркнул ключевое значение истории Полярного бассейна для понимания ландшафтных преобразований на территории Крайнего Севера. Исключительно плодотворным может оказаться комплексное, разностороннее обсуждение этой проблемы представителями разных дисциплин. В ходе обсуждения должны быть учтены и биогеографические данные по истории наземной фауны и флоры Арктики и Гипоарктики (с особым вниманием к эндемичным видам и группам), и соответствующие данные по водной флоре и фауне самого Полярного бассейна и северных частей Тихого и Атлантического океанов (обмен между которыми мог осуществляться только через Полярный бассейн), и данные по геологии и геоморфологии островов и побережий Полярного бассейна, по донным осадкам и подводному рельефу, и геофизические данные по строению земной коры в пределах северных территорий, и материалы по палеомагнетизму и, конечно, палеоботанические и палеонтологические данные. Подобное обсуждение целесообразно организовать через Географическое общество СССР, с привлечением основных ботанических, зоологических, географических, океанологических и геологических учреждений страны. Тему симпозиума можно сформулировать так: «Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов смежных территорий».

Учитывая все сказанное А. И. Толмачевым о значении палеоботанических исследований в Арктике по неогену и антропогену, крайне важно было бы подготовить через аспирантуру БИН'а палеоботаника со специализацией по позднекайнозойским флорам севера Сибири и Дальнего Востока. Отсутствие специалиста подобного профиля в весьма разностороннем коллективе исследователей Крайнего Севера, созданном за последнее время в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова под руководством проф. Б. А. Тихомирова, ощущается весьма остро.

В перечень систематических групп, рекомендуемых для монографического изучения, можно включить также следующие: 1) для Арктики — род *Puccinellia* (ряд северных групп, в том числе цикл *P. angustata* (R. Br.) Rand et Redf. s. l.), род *Cochlearia*, род *Poa* (ряд групп, в том числе циклы *P. arctica* R. Br. — *P. malacantha* Kom., *P. abbreviata* R. Br. и др.), комплекс форм из цикла *Festuca brachyphylla* Schult. s. l., близкие роды *Arctophila*—*Dupontia*, циклы *Pedicularis sudetica* Willd. s. l., *Senecio atripurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. s. l.; 2) для Гипоарктики — секции кустарниковых берез — *Fruticosae* и особенно *Nanae*, некоторые секции *Salix* (*Chrysanthae*, *Villosae*, *Phylicifoliae* и др.), род *Trichophorum* и т. д.; 3) для гольцовых нагорий северо-востока Азии и соседних районов Арктики — ряд групп *Oxytropis* [секции *Arctobia* — *Caeciabia*, *Glaeocephala*, северная подсекция *Inaequiseptatae* секции *Baicalia*, циклы *O. adamsiana* (Trautv.) Jurtz. s. l., *O. campestris* s. ampliss., и другие из секции *Orobia* s. l.], *Astragalus* (секция *Hemiphragmium*), *Artemisia* (циклы *A. borealis* Pall. s. l., *A. furcata* M. B. s. l.— *A. globularia* Cham., *A. lagopus* Fisch.— *A. glomerata* Ledeb., *A. lagocephala* Fisch. s. l., *A. norvegica* Fries s. l. и др.), *Saxifraga* (циклы *S. dahurica* Willd. s. l., *S. bronchialis* L. s. l. и др.). Крайне желателен кариосистематический анализ перечисленных групп.

Заслуживают тщательного изучения пути становления своеобразных степных (интразональных) комплексов в рамках ультраконтинентальных таежных районов Восточной Сибири (особенно в Забайкалье, центральной и северо-восточной Якутии). Для этого необходимо выяснить соотношение при формировании названных комплексов флористического обмена со степями Центральной Азии и Северной Америки и автохтонного видообразования. Разобщенность степных сообществ в таежных районах делает их благодарным объектом для исследования изолированных популяций; особенно удачными объектами являются многие виды *Artemisia*, *Potentilla*, *Astragalus* (невысокогорные формы из группы *A. australis* s. l. в южной Сибири и др.), *Oxytropis*, типчаковые овсяницы и др. Всестороннего изучения заслуживают также реликтовые степные сообщества в тундровой зоне (Чаунская Чукотка).

Конфигурация северного побережья Азии, где гористые выступы материка, как правило, бывают продолжены к северу отдельными островами или архипелагами, имеющими сходное геологическое строение (Урал—Пай-Хой—Вайгач—Новая Земля; Таймыр—Северная Земля; район мыса Святого Носа—Новосибирские острова—о-ва Де Лонга; Чукотское нагорье—о. Врангеля), делает заманчивым заложение здесь широтных профилей, с детальным изучением серий конкретных флор (равнинных и горных), картированием и описанием растительности. Последующая обработка материала (включая сравнительный анализ конкретных флор) поможет глубже понять историю растительного покрова в разных секторах Арктики и послужит основой для более глубокой и разносторонней трактовки зональности Крайнего Севера.

А. А. Юнатов отметил, что программы, намеченные Е. М. Лавренко[1] и А. И. Толмачевым для южных и северных районов, дополняют друг друга; в них есть и ряд общих моментов (проблема высокогорных флор, проблема степных комплексов разных широт и др.). Имеется и целый ряд общих организационных вопросов, заслуживающих обсуждения на специальном рабочем совещании. Особое значение имеет вопрос о методике картирования ареалов. Необходимо согласованно разработать серию бланковых карт для Севера и Юга, выработать кодекс правил для составления карт ареалов, предусматривающий масштабы карт, требования к точности нанесения пунктов, к документации материалов и т. д. Необходимо стремиться к тому, чтобы каждая карта ареала являлась «дежурным» документом, и исследователи, располагающие более полным материалом, могли бы дополнять карты, созданные их предшественниками, а не создавать их заново. Юнатов сделал предложение посвятить следующее собрание Комиссии обсуждению этих вопросов, а также опубликовать материалы настоящего заседания в «Ботаническом журнале».

В заключительном слове А. И. Толмачев поддержал предложение Юнатова об организации рабочего обсуждения вопросов картирования ареалов и его предложение о необходимости сохранения каталогизационных материалов, по которым составляются карты. В частности, это требование уже выполняется при картировании ареалов для «Арктической флоры СССР». Некоторые вопросы методики составления карт ареалов (и методики каталогизации) уже обсуждались в Лаборатории хорологии Ленинградского университета.

Толмачев также поддержал предложение Миняева о проведении отдельного симпозиума по истории флоры и растительности северо-запада европейской части СССР, поскольку по этим районам, подвергшимся наиболее интенсивному оледенению, уже накоплены весьма обширные материалы. Целесообразно этот симпозиум провести в ближайшее время, с тем чтобы ряд основных вопросов, проработанных на симпозиуме, вынести на более широкое обсуждение на следующем совещании, посвященном плейстоценовой истории растительного покрова Европы и Западной Сибири.

По поводу организации симпозиума по истории Полярного бассейна следует связаться с президиумом Географического общества, не откладывая созыва этого совещания на слишком отдаленное время.

Председательствующий А. А. Юнатов от лица всех присутствующих благодарит докладчика и закрывает заседание.

К сказанному уместно добавить, что с 19 по 22 апреля с. г. Комиссия провела в Ленинграде расширенное обсуждение проблем истории флоры и растительности северо-запада европейской части СССР в плейстоцене и голоцене. Таким образом, одно из решений, принятых на заседании 19 мая 1965 г., уже выполнено. Симпозиум по Полярному бассейну предполагается провести весной 1967 г.

Б. А. Юрцев.

Всесоюзное ботаническое общество,
Ленинград.

(Получено 15 I 1966).

УДК (47) 58 (208)

В ОТДЕЛЕНИЯХ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

AT THE DEPARTMENTS OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE USSR (INFORMATION)

С декабря 1964 г. по ноябрь 1965 г. в Дальневосточном отделении Всесоюзного ботанического общества проведено 5 заседаний (2 совместно с Приморским отделением Всесоюзного географического общества). На заседаниях были сделаны доклады: **В. А. Розенберга** «Принципы классификации типов лесов Дальнего Востока», **В. М. Торчинской** «Состояние исследований по вопросу механизма действия гербицидов», **А. А. Аблакатовой** «Микофлора и основные грибные болезни плодово-ягодных растений Дальнего Востока», **Г. А. Кирилловой** (ЛГУ) «Значение генетических методов для систематики растений». На заседаниях Отделения также были заслушаны сообщения о координационном совещании в г. Ленинграде по систематике растений и о книге А. Л. Тахтаджяна «Основы эволюционной морфологии растений».

Совместно с Приморским отделением Всесоюзного географического общества проведены чтения памяти В. Л. Комарова, на которых были заслушаны доклады **К. Д. Степановой** «Растительность и кормовые угодья Тигильского и Быстринского района Камчатской области», **Ю. А. Дорониной** «Растительность бассейна реки Уды», **Ю. И. Манько** и **В. А. Розенберга** «Естественное возобновление в ельниках Дальнего Востока».

Кроме участия в заседаниях, многие члены Ботанического общества читали лекции, проводили беседы, экскурсии, давали консультации по флоре и полезным растениям советского Дальнего Востока, выступали со статьями в местной печати. Поднимались вопросы охраны ценных и редких (особенно реликтовых) дальневосточных растений.

Члены ВБО проводили уроки ботаники в специализированном девятом классе школы-интерната (12-й километр г. Владивостока).

Во время полевых работ проводились консультации (большей частью по местной флоре высших и низших растений) для работников сельского и лесного хозяйства (агрономов, лесничих, садоводов). Так же оказывалась помощь многочисленным туристическим группам, путешествовавшим по Дальнему Востоку.

[1] См. Хронику о совещании по вопросам изучения истории флоры и растительности аридных и субаридных районов. Бот. журн., 1965, № 9.

Члены ВБО при выполнении своих плановых тем значительно пополнили гербарий ДВ филиала СО АН СССР сборами из северных районов Амурской области, с Охотского побережья, из Камчатки, Командорских островов, о. Сахалина и из районов южного Приморья.

Л. Н. Васильева и П. Г. Горовой.

На последних совместных заседаниях Эстонского отделения ВБО и секции ботаники Общества естествоиспытателей АН ЭССР были прослушаны и обсуждены несколько интересных и актуальных докладов по вопросам флористики и геоботаники.

На одном из заседаний были рассмотрены вопросы картирования распространения отдельных видов флоры ЭССР. До сего времени для этих целей использовались карты республики, разделенные на многие (более 400) частные карты. **Т. Э. Фрей** внес предложение закодировать все местонахождения видов с тем, чтобы эти данные были подвергнуты статистической обработке.

Из геоботанических докладов были прослушаны доклады **В. В. Мазинга** о консорциях и **Т. Э. Фрея** о стабильных экосистемах. На примере верховых болот Мазинг показал разнообразие и значение консорциев в структуре биоценозов. Фрей обратил внимание на то обстоятельство, что наши леса обыкновенно вырубаются уже в стадиях, предшествующих стабильной (климаксовой) экосистеме. Необходимо выработать такую систему лесопользования, при которой было бы обеспечено развитие всех лесов до стабильной и наиболее продуктивной экосистемы и затем обеспечить ее сохранность, введя в лесах только выборочные рубки.

А. А. Калда.

Чувашское отделение ВБО совместно с местными сельскохозяйственными учреждениями организовало в ноябре заседание, посвященное 100-летию со дня рождения Д. Н. Прянишникова.

А. К. Ефейкин.

Члены Кировабадского отделения ВБО в Азербайджане приступили к составлению «Определителя растений окрестностей Кировабада». Отделение ВБО совместно с Кировабадским отделением общества по охране природы ведет большую культурно-просветительную работу. По ходатайству этих организаций вновь восстановлен Гекгельский государственный заповедник. Членами ВБО составлено проектное задание на строительство местного ботанического сада.

В. Ш. Кулиев.

Членами Амурского отделения ВБО был прочитан цикл лекций о зеленом строительстве на семинаре работников коммунального хозяйства, организованном Горзеленхозом г. Благовещенска.

А. А. Титлянов.

Пермское отделение в течение мая—октября 1965 г. провело 3 заседания, на которых обсужден новый проект программы по ботанике для средней школы, заслушана информация о прошедшем Всесоюзном совещании по экспериментальной геоботанике и доклад А. М. Овеснова «К морфологии прорастания семян многолетних злаков».

М. М. Данилова.

Украинское ботаническое общество расширяет сферу своей деятельности. Недавно организовано 2 местных отделения: в Донецке (председатель Ф. Л. Щепотьев) и в Ивано-Франковске (председатель П. А. Трибун).

П. Г. Сидоренко.

Председателем Таджикского отделения ВБО избран К. В. Станюкович.

В ноябре 1965 г. в г. Саратове состоялось отчетно-выборное собрание членов Юго-Восточного отделения ВБО, на котором был переизбран Совет отделения. Председателем Совета избрана А. А. Чигуряева, ученым секретарем Т. П. Рябова.

А. А. Юнатов.

(Получено 25 XII 1965).

ХРОНИКА

РЕШЕНИЕ ТРЕТЬЕГО ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ (г. ФРУНЗЕ, ИЮЛЬ 1965 г.)

THE RESOLUTION OF THE THIRD ALL-UNION CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF INVESTIGATION AND UTILIZATION OF THE FLORA AND VEGETATION OF HIGH-MOUNTAIN REGIONS HELD AT FRUNZE IN JULY 1965

I

1. Совещание констатирует, что за время, прошедшее после Второго Всесоюзного совещания, состоявшегося летом 1961 г., работа по изучению флоры и растительности высокогорий планомерно развертывалась в ряде союзных республик, а также краев и областей РСФСР. Наряду с интересными научно-теоретическими результатами исследований растительного покрова высокогорий они приобретают все большее значение для народного хозяйства, в частности в связи с той большой ролью, которую играют высокогорные сенокосы и пастбища в кормовом балансе животноводства ряда республик (в особенности Киргизской ССР, Грузинской ССР, Армянской ССР и др.).

2. Совещание с удовлетворением отмечает, что часть материалов предыдущего Всесоюзного совещания опубликована в 7-м томе серии «Проблемы ботаники». Вместе с тем нельзя не отметить досадную задержку с опубликованием основной части трудов того же Совещания, давно подготовленной к печати издательством «Наука».

3. Совещание с удовлетворением отмечает завершение издания сводного труда — «Флоры Киргизской ССР», имеющего большое значение для познания растительного мира среднеазиатских высокогорий. Завершение данной работы должно послужить стимулом для дальнейшего углубленного изучения флоры Киргизии, в частности для развития флорогенетических и ботанико-ресурсоведческих исследований.

4. Совещание заслушало на своих собраниях более 30 докладов по различным вопросам изучения растительного мира высокогорий, отражающих новейшие успехи в этой области. Ряд материалов был представлен Совещанию в письменной форме как тезисы докладов. Большая часть тезисов (68) была опубликована Оргкомитетом к открытию Совещания, чем было существенно облегчено обсуждение стоявших на его повестке вопросов.

5. Совещание констатирует плодотворность имевшего место на нем обмена опытом, взаимного ознакомления работников многочисленных ботанических коллективов с материалами новейших исследований до их публикации. Безусловно оправдал себя сложившийся в практике совещаний по высокогорьям порядок, когда все выносимые на их рассмотрение вопросы обсуждаются совместно участвующими в совещаниях представителями различных отраслей ботаники, а также ряда смежных наук. В этом находит отражение принцип комплексности научной работы, взаимного обогащения ученых данными различных отраслей знания.

6. Совещание отмечает успех проведенной в г. Фрунзе работы и высказывает убеждение в том, что организованная для его участников ботанико-географическая экскурсия по высокогорным районам Центрального Тянь-Шаня сыграет большую роль в дальнейшем укреплении связей ботаников-высокогорников и в обогащении их знаниями о флоре и растительности одного из важнейших высокогорных районов Советского Союза.

7. Совещание признает необходимым опубликование в развернутой форме всех представленных ему материалов и просит Академию наук Киргизской ССР оказать возможную помощь в реализации этого решения.

8. Совещание выражает искреннюю благодарность Академии наук Киргизской ССР, ее Президиуму и Институту биологии АН Киргизской ССР за подготовительную работу и обеспечение всех необходимых условий для успешного проведения самого Совещания и осуществления ботанико-географической экскурсии по Центральному Тянь-Шаню.

II

Для подготовки к изданию «трудов» настоящего Совещания образовать редакционную коллегию в составе И. Т. Васильченко, И. В. Выходцева, П. Л. Горчаковского, Л. И. Иваниной, Е. К. Кардо-Сысоевой, Г. М. Ладыгиной, В. А. Малиновского, А. И. Толмачева и А. Л. Харадзе.

III

Совещание принимает с благодарностью приглашение Президиума Академии наук Таджикской ССР о проведении очередного совещания по флоре и растительности высокогорий в г. Душанбе. Вопрос о времени совещания и проведении сопутствующих ему экскурсий подлежит решению путем переговоров Комиссии по изучению высокогорий с соответствующими органами Академии наук Таджикской ССР.

Председатель комиссии по изучению флоры и растительности высогорий,
Ленинград.

А. И. Толмачев.

(Получено 29 XII 1965).

УДК 038/.006.5/58 (47)

СПРАВОЧНИК О ГЕРБАРИЯХ СССР

(Обращение ко всем заведующим гербариями)

A REFERENCE-BOOK ON THE HERBARIA OF THE USSR
(AN ADDRESS TO ALL THE CURATORS OF HERBARIA)

В ближайшее время Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР предполагает составить и издать «Справочник о гербариях Советского Союза» («Index Herbariorum U.S.S.R.»). Цель этой работы — дальнейшее развитие взаимной информации и облегчение научных связей советских и зарубежных ботанических учреждений, улучшение постановки гербарного дела и координации работы гербариев СССР.

В соответствии с этим просим Вас сообщить сведения о Вашем гербарии по пунктам помещенной ниже анкеты, а также и другие данные (например, по истории гербария), которые Вы считаете существенными.

1. Название Гербария, в каком учреждении Гербарий находится; если учреждение переименовывалось, просим указать список переименований в хронологическом порядке. Если имеется в Index Herbariorum (Utrecht) сокращенное название Гербария — привести его. Адрес.
2. Когда основан Гербарий и кто явился инициатором его организации?
3. Структура Гербария (зав. Гербарием, отделы, сектора, группы и лица их возглавляющие), полностью имя, отчество, фамилия (в русской и латинской транскрипции), ученая степень, звание, специализация в области систематики.
4. Остальной личный состав Гербария. Научные и научно-технические сотрудники (полностью имя, отчество, фамилия, ученая степень и звание, специализация в области систематики).
5. Какие из наиболее ценных коллекций вошли в состав Гербария? (перечислить коллекторов, число листов собранного ими гербария, дату поступления коллекции в Гербарий). Общее число листов в Гербарии (на 1966 г.). Если нет точных данных, указать примерно.
6. Дать краткую характеристику хранящегося в Гербарии типового материала.
7. Имеются ли при Гербарии специальные коллекции (палинологические, карпологические и др.), число единиц в них?
8. Осуществляет ли (или осуществлял) Гербарий издание растений (эксикат) и под каким названием, когда?
9. Издания Гербария. Если таковые имеются, сообщить точное название печатного органа. Когда он основан, сколько томов или выпусков опубликовано? (до 1966 г.).
10. Каким помещением располагает Гербарий и обеспечивает ли это помещение вековое хранение коллекций и перспективный рост последних?
11. Ваши пожелания по улучшению гербарного дела и Вашего Гербария, в частности.
12. Литературные источники о Гербарии.

В общих интересах ускорить составление и подготовку к печати указанного Перечня, поэтому просим Вас обеспечить присылку необходимых сведений не позднее 31 декабря 1966 г.

Сведения просьба пересылать по адресу: г. Ленинград П-22, ул. проф. Попова 2, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Гербарий, И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

ОТ РЕДАКЦИИ

ПРАВИЛА ЦИТИРОВАНИЯ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ ПРИ ТАКСОНАХ

EDITORIAL. THE RULES FOR QUOTATION OF LITERARY SOURCES FOLLOWING THE NAMES OF TAXA

Литературные источники при названиях таксонов в статьях по систематике растений цитируются следующим образом. После названия таксона и фамилии его автора указывается год издания источника, его название в общепринятом сокращении, номер или обозначение серии, номер тома (печатается жирным шрифтом) и номер выпуска, затем, через двоеточие дается номер страницы, а также (при надобности) номер рисунка или таблицы; если необходимо, после этого через запятую помещаются различные замечания автора статьи, касающиеся, например, объема данного таксона (p. p., p. min. p. и т. п.), законности обнародования его названия (nom. nud., sine descr. и т. д.) и др.

Примеры цитат при названиях таксонов

Euphorbia L. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 208; Прох. 1949, Фл. СССР **14** : 304.—
Tithymalus Trew. 1754, Herb. Blackw. **2** : tab. 123, pro gen. nom. cons.—
Chylogala Fourr. 1869, Ann. Soc. Linn. Lyon, ser. 2, **17** : 150, pro gen.—
Euphorbia subgen. *Esula* Pers. 1806, Syn. Pl. **2** : 14.—
Euphorbia sect. *Tithymalus* Roeper, 1828, in Duby, Bot. Gall. **1** : 412, p. p. nom. illeg.—
Euphorbia subsect. *Esulae* Boiss. 1862, in DC. Prodr. **15**, **2** : 138, p. p.; Pax, 1891, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. **3**, **5** : 110, p. p.; Prokh. 1949, l. c. : 413.—
Euphorbia ser. *Blepharophyllae* Prokh. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 229.—
Euphorbia altaica C. A. Mey. ex Ledeb. 1830, Icon. Pl. Fl. Ross. **2** : 26.—
E. glareosa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. **1** : 373, s. str.—
E. marschalliana Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or. ser. 1. **7** : 94.—
E. rosularis Al. Theod. 1941, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР **9** : 50.—
E. sieboldiana auct. non Morr. et Decne. : Ком. 1904, Фл. Маньчж. **2** : 692.—

MAY 1966

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE USSR

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 10/V 1966 г. М-27706. Формат $70 \times 108^1/_{16}$. Печ. л. $9^1/_4$ + 5 вкл. ($^3/_4$ п. л.) = 14 усл. печ. л. Бум. л. 5. Уч.-изд. л. 16.71. Тираж 2785. Заказ 798.

Ленинградское отделение издательства «Наука», Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука», Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

Таблица II

Таблица III

ТАБЛИЦА 2

Влияние различных способов дегидратации на устойчивость к нагреву клеток эпидермиса листьев

Вид	Условия подсушивания	Количество опытов	Количество воды (в мг) на единицу абсолютно сухого веса		Количество потерянной листом воды (в %)	Теплоустойчивость (в °С)		Разница между опытом и контролем	P
			контроль	опыт		контроль	опыт		
Campanula persicifolia	Высушивание на воздухе отрезанного листа в течение 3 часов	6	—	—	21.2	44.5	44.6	0.1	0.5
	Почвенная засуха в течение 4 дней	10	7.28	3.00	—	45.9	45.1	—0.8	0.001
Tradescantia fluminensis	Высушивание в эксикаторе отрезанного листа в течение 6 часов	6	—	—	20.7	45.8	45.6	—0.2	0.5
	Почвенная засуха в течение 12 дней	6	16.0	6.0	—	45.8	45.8	0	—

ТАБЛИЦА 3

Изменение скорости движения и вязкости протоплазмы и теплоустойчивости клеток эпидермиса изолированных листьев *Hordeum sativum* после краткосрочного высушивания и повторного насыщения водой

Функциональные характеристики состояния клеток	Количество опытов	Контроль	Листья, потерявшие 22% воды	Листья, вновь насыщенные водой	Разница между дегидратированными и контрольными листьями	P	Разница между вновь насыщенными водой и контрольными листьями	P
Скорость движения протоплазмы (в μ/сек.)	9	10.0	7.9	11.2	-2.1	0.001	1.2	0.001
Вязкость протоплазмы (в мин.)	9	72.0	95.0	74.0	23.0	0.001	2.0	0.250
Теплоустойчивость клеток (в °С)	9	44.7	45.9	45.9	1.2	0.001	1.2	0.001

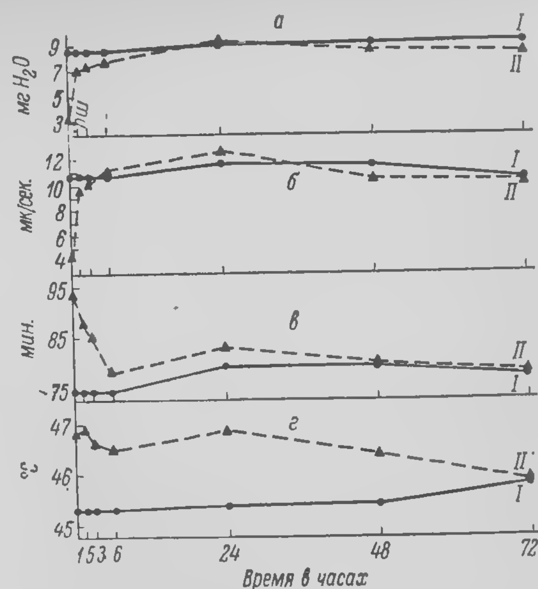


Рис. 3. Влияние почвенной засухи и повторного насыщения водой на физиологическое состояние клеток эпидермиса листьев *Hordeum sativum*.

а — оводненность листьев в мг H_2O, *б* — скорость движения протоплазмы в μ/сек., *в* — вязкость протоплазмы в мин., *г* — теплоустойчивость клеток в °С; *I* — контрольные листья, *II* — листья, подвергнутые обезвоживанию; на оси абсцисс — время после прекращения почвенной засухи.

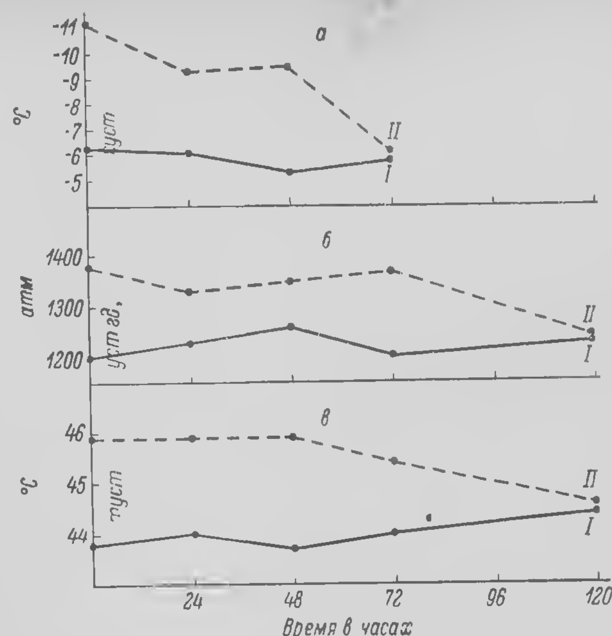


Рис. 4. Устойчивость клеток эпидермиса листьев *Hordeum sativum* к действию различных агентов при почвенной засухе и после полива растений.

а — холодоустойчивость в °С, *б* — устойчивость к высокому гидростатическому давлению в атм., *в* — теплоустойчивость в °С, *I* — контрольные листья, *II* — листья, подвергнутые обезвоживанию.

Таблица IV

Таблица V